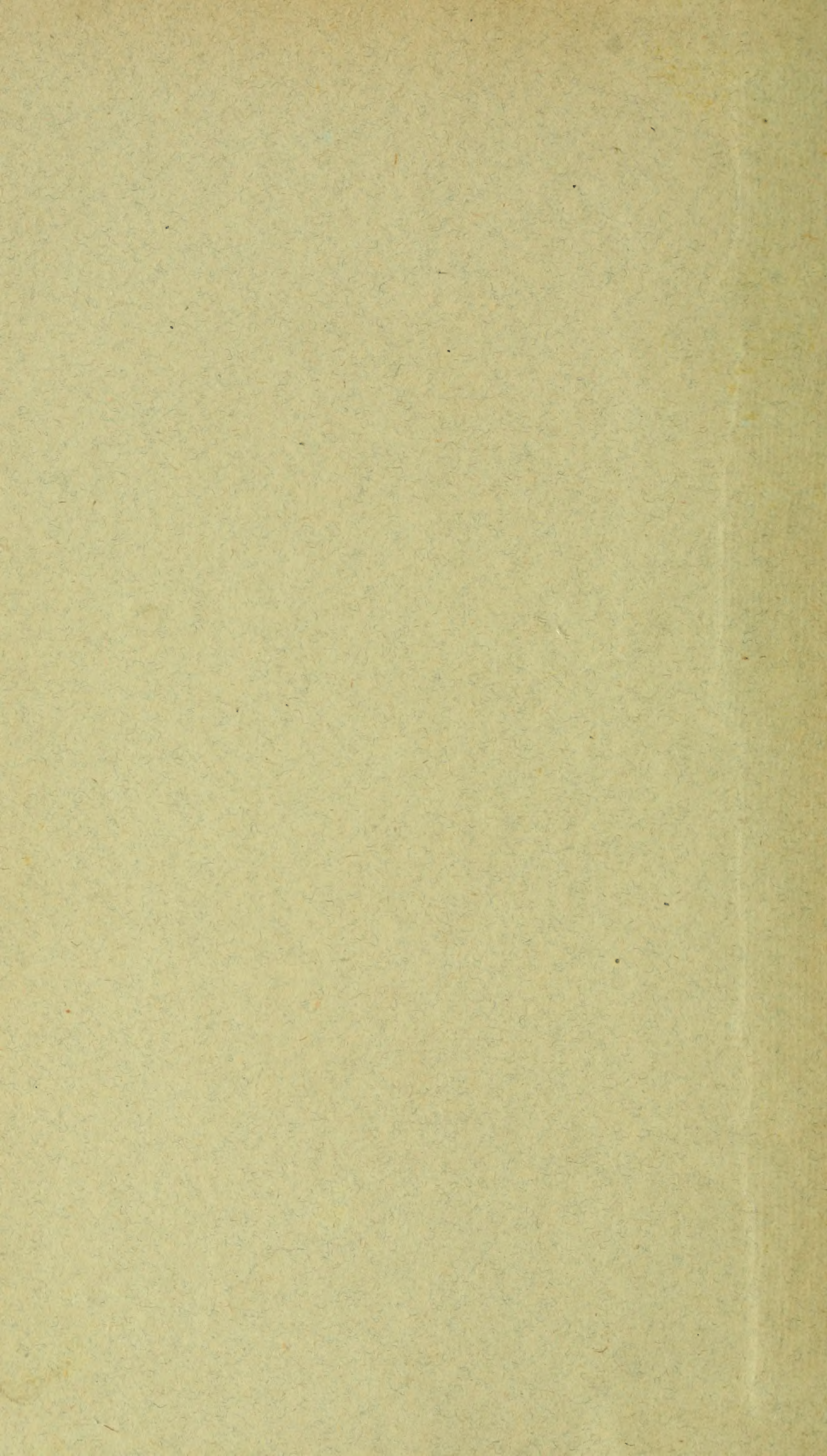
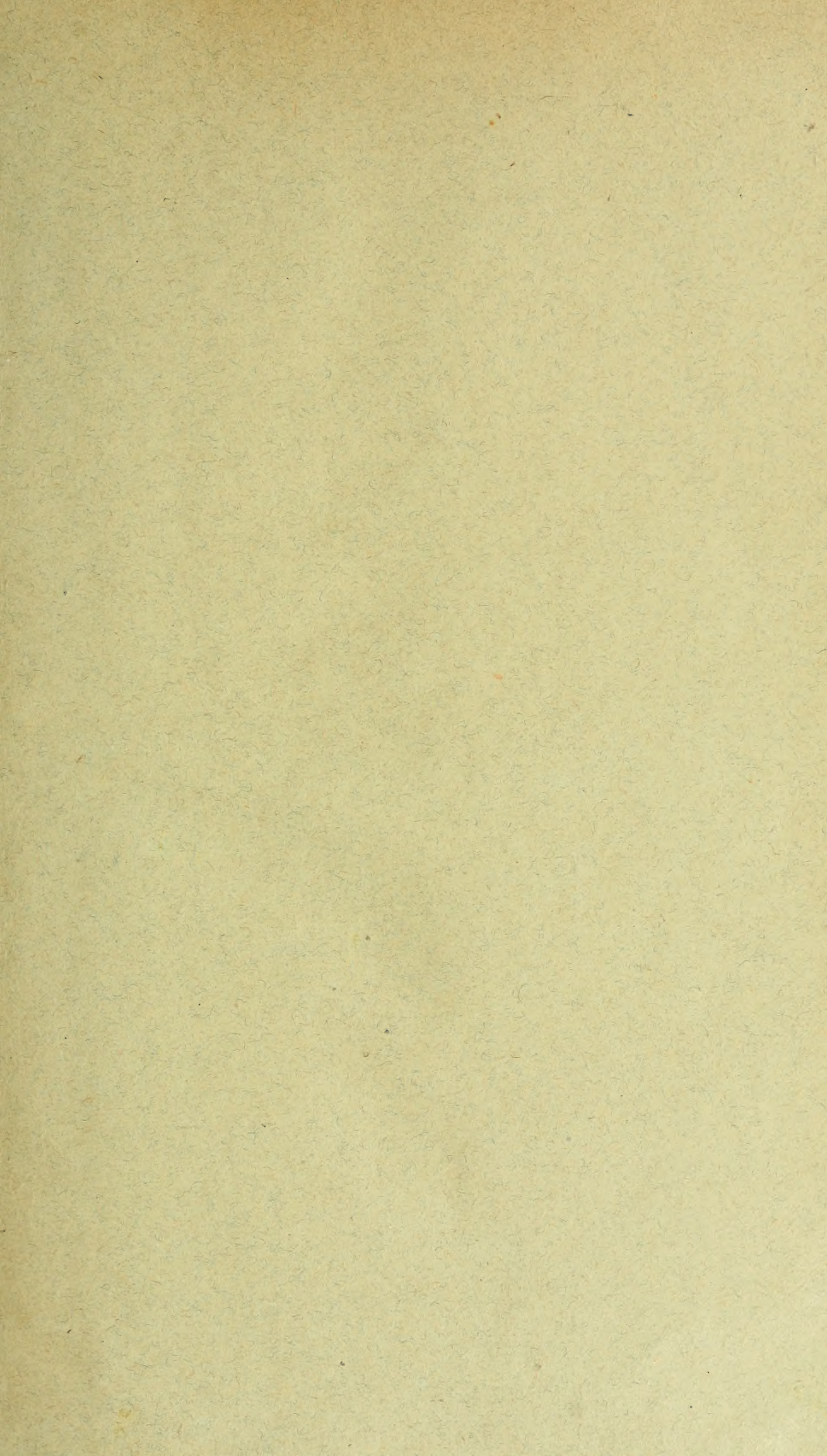
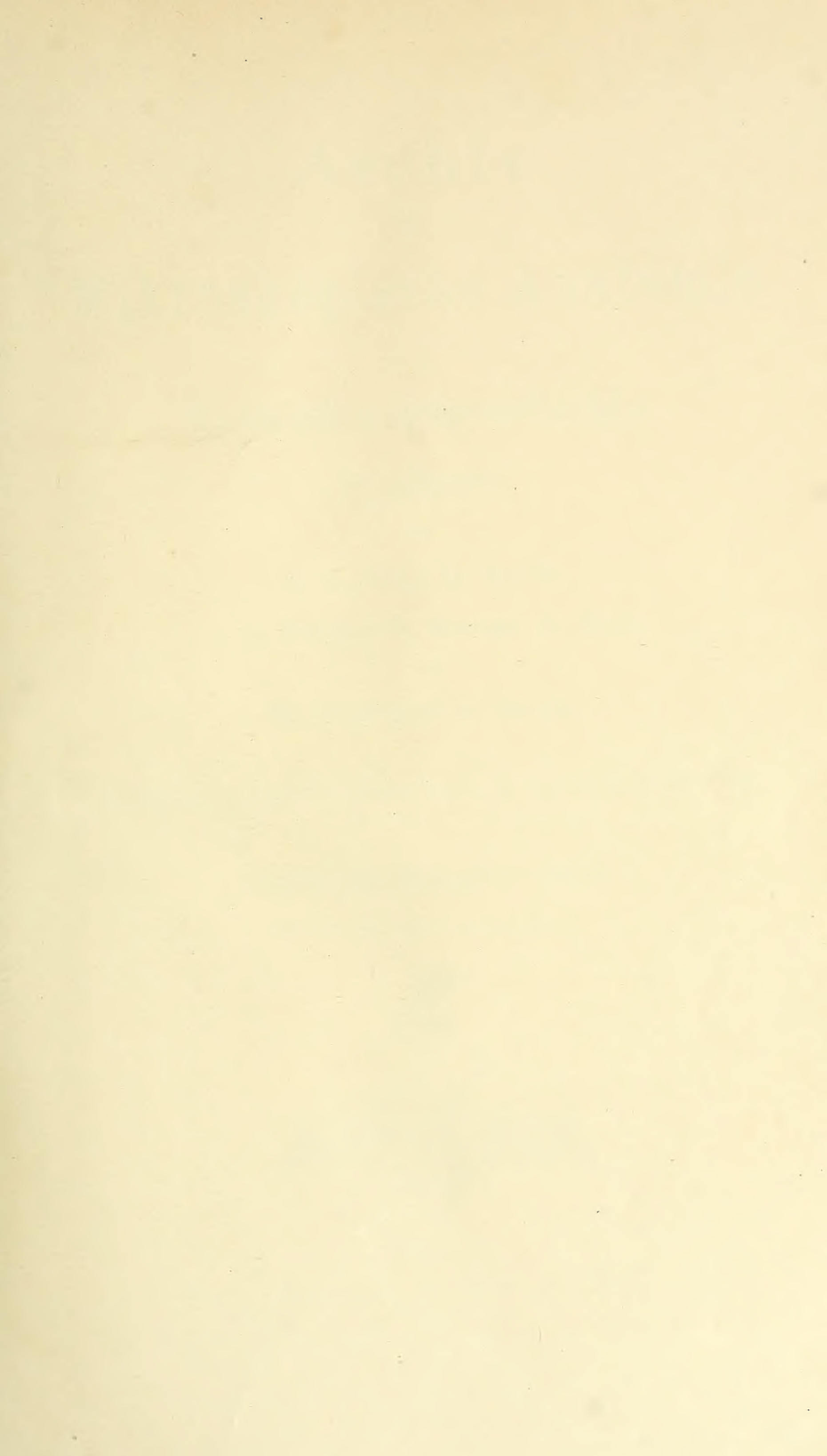
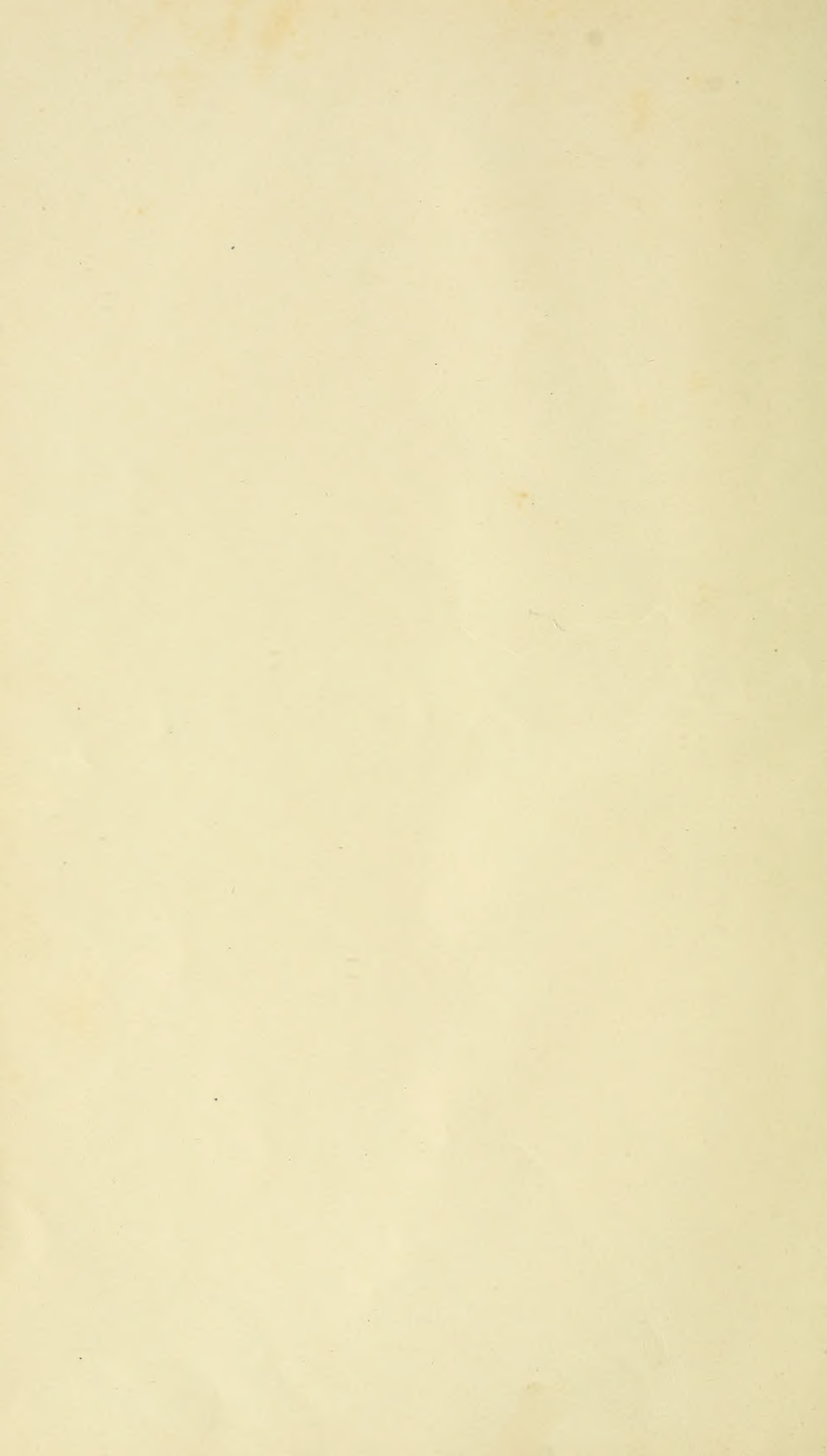












Archiv
für
Mikroskopische Anatomie
und
Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Fünfundsechszigster Band.

Mit 37 Tafeln und 73 Textfiguren.



Bonn
Verlag von Friedrich Cohen
1905.

Inhalt.

Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.

Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe.[1]

II. Bau und morphologische Stellung der Blutlymphdrüsen.

Von

Dr. **Franz Weidenreich,**
a. o. Professor und Prosector am Institut.

Hierzu Tafel I—V und 6 Textfiguren.

Inhaltsverzeichnis.

[1] Studien über das Blut etc. I. Form und Bau der roten Blutkörperchen. Dieses Archiv Bd. 61. 1902.

Dass Blut in Lymphdrüsen sehr häufig angetroffen wird, ist eine allgemein und längst bekannte Tatsache. Lymphdrüsen jeder Region, gleichviel ob sie dem Lymphsystem der Extremitäten oder dem der Eingeweide angehören, zeigen ausserordentlich oft schon makroskopisch eine mehr oder weniger ausgedehnte rötliche Färbung, die sich durch die Prüfung mit dem Mikroskop auf den Gehalt an roten Blutkörperchen zurückführen lässt. Regelmässig findet sich Blut in jenen Organen, wenn an einer peripher gelegenen Stelle, sei es durch Ruptur oder durch Stauung, Blutgefässe durchlässig geworden sind und eine Extravasatbildung stattgefunden hat; der Weg, auf dem das Blut dann in die Drüsen gelangt, sind die Lymphbahnen. Aber, abgesehen von derartigen nachweisbaren Schädigungen ist bis heute nicht aufgeklärt, wie unter normalen Bedingungen das Blut in die Lymphräume der Drüsen seinen Weg findet. Die Kenntnis jener Tatsachen hat aber genügt, dass man sich ablehnend oder skeptisch verhielt, als zum erstenmal von Forschern englischer Zunge die Behauptung aufgestellt wurde, dass bluthaltige Lymphdrüsen besondere Organe wären, die einen eigenen Namen verdienen würden. Allerdings ist ohne weiteres zuzugeben, dass die Untersuchungen jener Autoren so wenig eingehend waren, dass der Zweifel seine Berechtigung verdient; sie beschränkten sich fast lediglich auf den Nachweis von weiten Räumen innerhalb der Drüsen teils mit teils ohne bindegewebiges Maschenwerk und von reichlichen Mengen roter Blutkörperchen in diesen Räumen, ohne jedoch genügende Beweise für die behauptete Kommunikation derselben mit den Blutbahnen beizubringen; die Arterien sollten direkt in die Räume einmünden und die Venen wieder herausführen, auf das Verhalten der Lymphgefässe wurde nicht besonders geachtet. Die Skeptiker waren also nicht ganz im Unrecht, wenn sie den Angaben über eine derartige Verbindung misstrauisch

gegenüberstanden und den Nachweis des Blutgehaltes nicht für genügend hielten, um in diesen Drüsen besondere Organe zu sehen.

Ich habe die fraglichen Drüsen, angeregt durch meine Studien über die Milz (01a), gleichfalls zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht und meine ersten Eindrücke in einer vorläufigen Mitteilung (01b) niedergelegt; über die weiteren Fortschritte meiner Prüfung habe ich dann unter Vorlegung meiner Präparate auf der Anatomenversammlung zu Halle (02a) berichtet. Wenn ich heute nun daran gehe, eine zusammenhängende Darstellung von dem Bau der Organe zu geben, trotzdem ich eine Reihe von Fragen, die sich bei der Beobachtung aufdrängen, besonders nach der entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Seite hin einstweilen unbeantwortet lassen muss, so geschieht es deswegen, weil ich immerhin zu einem wichtigen Abschluss gekommen bin, der mir nicht nur gestattet, definitiv den Bau der in jeder Beziehung interessanten Organe festzulegen, sondern auch den Bau der Milz unserem Verständnis näher zu bringen, als dies bisher möglich war. Meine Untersuchungen wurden nicht unwesentlich dadurch erschwert, dass meine Vorgänger fast alle die Sache zu leicht genommen haben, indem sie sich nicht streng an eine Tierart hielten, sondern möglichst viele Tiere heranzogen und dann alles, was sie da fanden, über einen Leisten schlugen. Ich muss bekennen, dass ich im Glauben an die Richtigkeit ihrer Angaben zuerst in denselben Fehler verfallen bin; bald aber habe ich erkannt, dass die fraglichen Drüsen bei den einzelnen Tierarten nicht unwesentliche Differenzen im Bau aufweisen und dass eine Klärung der Frage darum nur dann zu erwarten sein dürfte, wenn die Untersuchung zunächst einmal auf eine Spezies sich beschränkt und nur vergleichsweise die übrigen mit heranzieht. Ich habe aber weiterhin die Erfahrung gemacht, dass die Darstellung der früheren Autoren, und dazu gehören alle bis auf den letzten (Lewis 02), wenn sie auch in dem Wesentlichen, d. h. in der Kommunikation zwischen den das Blut enthaltenden Räumen und den Blutgefässen, das Richtige getroffen hat, doch im einzelnen eine Reihe von Unrichtigkeiten enthält und von der ausserordentlichen Kompliziertheit der Blutwege nichts verrät, noch weniger aber über das Wesen derselben Klarheit gebracht hat.

Dadurch, dass ich gerade das Verhalten der Blut- und Lymphbahnen zu jenen Räumen in den Vordergrund meiner Untersuchungen stellte, konnte ich erst den zwingenden Beweis erbringen, dass tatsächlich die Blutlymphdrüsen Organe sui generis sind, die mit gewöhnlichen Lymphdrüsen oder bluthaltigen Lymphdrüsen nichts zu tun haben. Die Priorität in diesem allerdings für die Beurteilung der ganzen Frage wesentlichsten Punkte muss ich darum für mich beanspruchen. Ich habe besonderen Wert darauf gelegt, indem ich auf die Unzulänglichkeit der bisherigen Abbildungen verweise, möglichst viele Figuren zur Illustration aller meiner Angaben zu geben; sie halten sich alle frei von jedweder Schematisierung und sind aufs gewissenhafteste mit dem Zeichenapparat von den Präparaten abgenommen. In dieser Arbeit werde ich mich nun lediglich auf die Schilderung des allgemeinen Aufbaues der Organe beschränken, ohne die zelligen Elemente derselben in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, wobei ich mir jedoch in Rücksicht auf die bereits darüber gemachten Angaben (01 b) eine ausführliche Besprechung für später vorbehalte. Aber auch insofern stellt diese Abhandlung nur einen Bruchteil dar, als sie sich in der Hauptsache an die Beschreibung der Blutlymphdrüsen des Schafes hält, weil ich diese für typisch und deswegen für geeignet halte, eine Grundlage abzugeben für die Beurteilung ähnlicher, aber noch komplizierter gebauter Drüsen anderer Tierspezies; diese sollen indessen auch schon hierbei zum Vergleiche herangezogen werden, im übrigen aber mögen sie einer eigenen Abhandlung vorbehalten bleiben.

Literatur.

Aus den oben erörterten Gründen will ich an die Spitze meiner Abhandlung nur diejenigen Arbeiten stellen, welche in den alten bluthaltigen Lymphdrüsen, sei es nun mit Recht oder Unrecht, besondere Organe gesehen haben. Gegenüber den englischen Autoren konnte ich bereits (01 a) darauf hinweisen, dass Leydig (57) der erste gewesen ist, der die Blutlymphdrüsen nicht nur gekannt, sondern auch schon ihre Bedeutung für die Milzfrage zu würdigen gewusst hat. Da seinen Worten mehr als lediglich historisches Interesse zukommt, seien sie hier im Wortlaut wiedergegeben. Leydig sagt: „Für die physiologische Auffassung der Milz scheint mir von Belang zu wissen, dass

jene Lymphdrüsen, welche bei manchen Säugern, dem Schwein z. B., in der Brusthöhle nach dem Verlauf der Aorta thoracica liegen, von derselben dunkelroten Färbung sind wie die Milz, sodass, falls sie in nächster Nähe dieses Organes liegen, sie recht wohl für Nebenmilzen erklärt werden könnten." (S. 424). „Schneidet man sie durch, so bietet die Schnittfläche die vollkommenste Übereinstimmung mit der Milz dar: in einer dunkelroten Pulpe liegen weissliche, aus Zellen bestehende Massen, gerade wie in der Milz die sog. Malpighischen Körper. Untersuchen wir darauf der Reihe nach alle die dunkelroten Lymphdrüsen, welche am bezeichneten Orte vorkommen, so machen wir die Erfahrung, dass in manchen die weisslichen Partien sich immer mehr vergrössern und zuletzt die dunkelrote Pulpe so verdrängen, dass in einigen dieser Lymphdrüsen ein Dritteil des Organes vollständig weisslich ist, der übrige Teil aber noch dunkelrote Pulpe mit kleinen rundlichen, weissgrauen Partien hat. In solcher Weise erfolgt ein allmählicher Übergang zu andern in der Brusthöhle gelegenen Lymphdrüsen, die schon äusserlich die weissgraue Farbe besitzen und auf dem Durchschnitt sich ebenso ausnehmen." (S. 429). „Alles zusammengerechnet könnte man zwischen der Milz und den Lymphdrüsen nur die Unterscheidungsmerkmale finden, dass die Milz rote und graue Pulpe zugleich besässe, die Lymphdrüse aber bloss die letztere. Obschon bezüglich der Mehrzahl der Tiere dies seine Gültigkeit haben mag, ist jener Unterschied doch keineswegs ein durchgreifender, denn ich habe gezeigt, 1. dass es Milzen gibt, die wenigstens zeitweise durch Mangel jeglicher roten Pulpe auffallen, wozu die Ringelnatter ein Beispiel liefert; 2. was mindestens von nicht geringem Werte ist, man stösst auf Lymphdrüsen, die zugleich mit der grauen Pulpe noch eine rote einschliessen." (S. 428). Eine mikroskopische Untersuchung der Organe scheint Leydig noch nicht vorgenommen zu haben. Ohne von diesen Angaben Kenntnis gehabt zu haben, fielen Gibbes (84) beim Menschen in der Umgebung der Nierengefässe rötlich gefärbte Lymphdrüsen auf; sie fanden sich sowohl bei Individuen, die einer Krankheit erlegen waren, als auch bei einem verunglückten jungen Manne unter 20 Jahren. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass die Drüsen in ihrem allgemeinen Bau wohl Lymphdrüsen ähnlich sahen und nur in der Anordnung des lymphoiden Gewebes und in der Dicke der

Trabekel den bekannten Unterschied zwischen Rinden- und Marksubstanz vermissen liessen, dass sie aber besonders insofern von gewöhnlichen Lymphdrüsen abwichen, als die Sinus kein, oder nur ein sehr spärliches Retikulum und statt Leucocyten grosse Mengen roter Blutkörperchen aufwiesen; am auffallendsten erschien aber die Beobachtung, dass die Blutgefässe direkt in die Sinusräume einmünden (S. 187). In einer späteren Mitteilung (93) hat dann Gibbes diese Angaben dahin ergänzt, dass er in noch einer Anzahl von Fällen pathologischer Natur Blutlymphdrüsen gefunden habe.

Der erste Autor, der, ohne von seinen Vorgängern etwas zu wissen, die Organe einer etwas genaueren Prüfung unterzog und besonders das Material von Tieren entnahm, ist Robertson (90). Auf Veranlassung seines Lehrers Russell, von dem die Benennung „hemolymph glands" herrührt, untersuchte er die Organe vom Schaf und Ochsen, in dem er ausdrücklich hervorhebt, dass es ihm infolge der ungünstigen Bedingungen nicht geglückt sei, sie beim Menschen eingehender zu verfolgen. Das wesentliche in den Robertson'schen Befunden ist folgendes: die Blutlymphdrüsen finden sich beim gesunden, frisch getöteten Schaf in wechselnder Anzahl (bis zu 300 oder 400) im retroperitonealen Fettgewebe des Abdomens und Beckens und im Anfangsteil des Mesenteriums, im Thorax hauptsächlich in der Umgebung der Lungenwurzel im vorderen und hinteren Mediastinum, sie sind rund, oval oder linsenförmig, von der Grösse des „weissen Senfsamens" (white mustard seed); ihre Farbe ist rot und wechselt je nach der Art des Blutgehaltes von Scharlach- bis Purpurrot, die Kapsel ist im Verhältnis zur Grösse derb, reisst aber leicht ein. Beim Menschen finden sich die Drüsen in derselben Gegend, aber nicht so zahlreich, wie beim Schaf und Ochsen und sind von graurötlicher Farbe, ähnlich der der Lymphdrüsen, manchmal trifft man auch solche mit tiefroter Färbung an. Die Drüsen des Schafes besitzen ein im Verhältnis zu der Grösse dicke Kapsel, die aus dichtem fibrillären Bindegewebe, vielen glatten Muskelzellen, besonders in den tieferen Lagen, und aus wenigen elastischen Fasern sich zusammensetzt. Innerhalb der Kapsel liegt ein weiter, unregelmässiger, mit Blut gefüllter Sinus, der in der Regel ringsherum geht; in der Mitte der Drüse findet sich lymphoides Gewebe, in das der periphere Sinus Fortsätze

hineinsendet; dieser wird von Bälkchen durchsetzt, die einen ähnlichen Bau wie die Kapsel aufweisen und untereinander anastomosierend ein spärliches Netzwerk zwischen Kapsel und Lymphmasse herstellen; in den Maschen liegen rote Blutkörperchen. Alle Sinusräume sind von einem feinen Endothel ausgekleidet. Das lymphoide Gewebe besteht aus einem Netzwerk langer, spindelförmiger Zellen, von denen einige glatte Muskelzellen sind. Auch vereinzelte elastische Fasern finden sich. Die Maschen des Netzwerks sind von verschiedenartigen Zellen ausgefüllt, viele sind Lymphocyten; nahe am Rande trifft man auf kleine runde Massen — 3 bis 6 in jedem Schnitt —, die den Milzknötchen gleichen, aber sich durch den Mangel einer Beziehung zu Arterien von ihnen unterscheiden. Was die Blutzirkulation in den Drüsen angeht, so vermag R. nichts positives zu sagen, da er keine Injektionen gemacht hat; er glaubt jedoch, dass die Verhältnisse sehr einfach liegen, eine weite Arterie verläuft nach der Mitte der Drüse und teilt sich dort in kleine Zweige, die in Kapillaren übergehen; die meisten von diesen verteilen sich in dem lymphoiden Gewebe, während einzelne in den Balken verlaufen, alle aber münden schliesslich in den Sinus ein. Aus dem peripheren Sinus gelangt das Blut durch Öffnungen, die die Kapsel schräg durchsetzen und intrakapsuläre Sinus bilden, in eine ausserhalb der Kapsel befindlichen Vene von gewöhnlichem Bau. Die Blutlymphdrüsen vom Ochsen und Mensch weichen nur in unwesentlichen Punkten von denen des Schafes ab. Auf die noch sonst in den Drüsen von R. beschriebenen Zellen, sowie auf die Funktion werde ich entsprechend dem eingangs Gesagten hier nicht eingehen.

Unabhängig von Robertson und ohne von dessen Untersuchungen etwas zu wissen, hat Clarkson (91) die Organe, die er „hemal glands“ nennt, untersucht. Nach diesem Autor finden sie sich bei Pferd, Schaf und Schwein, die Nierenarterie und ihre Zweige begleitend, zwar nicht konstant, aber doch in der Mehrzahl der Fälle. Bei Kameel, Leopard, Hund, Katze, Kaninchen, Ratte, Flamingo, Huhn, Krokodil, Frosch und Grasschlange wurden sie vermisst. Seine Angaben, ebenso wie die der folgenden Autoren werde ich nur referieren, insoweit sie von denen Robertsons abweichen. Nach Clarkson beträgt die Zahl der Drüsen ein oder zwei bis zu einem Dutzend oder mehr, an Grösse stehen sie im allgemeinen hinter den Lymph-

drüsen des betreffenden Tieres zurück, sie sind von dunkler venöser, fast schwarzer Farbe und von ausserordentlich weicher Konsistenz. Den Arterien, die sie begleiten, liegen sie unmittelbar an, oft das Gefäss fast ganz umschliessend. Die Kapsel ist auffallend dünn, Fettzellen finden sich in sie eingelagert, ebenso oft in die Pulpa der Drüse. In den von der Kapsel ausgehenden Balken verlaufen Blut- und Lymphgefässe. In dem lymphoiden Gewebe finden sich Stellen, die die Farbe (Methylenblau) nicht annehmen. Charakteristisch für das lymphoide Gewebe überhaupt sind Massen, die den Milzknötchen gleichen, so dass man glauben kann, die Milz kleiner Säugetiere, z. B. der Katze, vor sich zu haben; an die Milz erinnert auch die Anordnung der Balken der Pulpa. Weder in der Kapsel noch in den Balken finden sich glatte Muskelzellen. Der Sinus, der in der Breite sehr variiert, findet sich nicht nur innerhalb der Kapsel, sondern umgibt auch die Lymphfollikel, er enthält in ungeheuren Mengen rote Blutkörperchen. Irgendwelche Angaben über das Verhalten der Gefässe finden sich nicht, Injektionen wurden nicht vorgenommen.

Späterhin (96) fasst dann Clarkson seine Ergebnisse und die Robertsons zusammen, er nennt die Organe Blutdrüsen und teilt sie in zwei Gruppen ein.

Eingehender als bisher behandeln Vincent und Harrison (97) die Organe; sie dehnen ihre Untersuchungen auf eine grosse Anzahl von Säugetieren, Vögel, Amphibien und Fische aus, ohne aber in Bezug auf den Bau der Organe wesentlich Neueres oder Eingehenderes zu bringen. Ihr Vorkommen bei Ochs und Schaf wird übereinstimmend mit den früheren Autoren beschrieben, nur wird hervorgehoben, dass die Drüsen einige Zeit nach dem Tode opaker werden und nicht mehr so leicht sichtbar sind. Ihre gewöhnliche Grösse ist die einer kleinen Erbse, schwankt aber sonst von 2 mm—1,5 cm. Einige von denen, die in der Nähe der Nierengefässe liegen, ähneln mehr Lymphdrüsen als die von anderen Orten. Im Thorax finden sie sich nicht konstant und sind kleiner als im Abdomen. Bei der Ratte trafen Vincent und Harrison Organe, die unzweifelhaft den Blutlymphdrüsen von Ochse und Schaf entsprachen, sie liegen (zwei bis drei) eingebettet in ein eigentümlich bräunliches Fett in der Nachbarschaft der Nierenarterie, sie sind bald oval, bald linsenförmig. Ferner fanden sich im Ligam. gastro-splenic. drei oder vier kleine Körper.

die in einigen Fällen blutrot, in anderen farblos oder nur rot gefleckt waren. Beim Hunde fanden sich keine deutlichen Blutlymphdrüsen, wohl aber an der Milzvene zwei gelappte rot und blass gelbliche Körper; beim Kaninchen und Schwein fehlten die Organe. Auf ähnliche Körper stiessen die Autoren bei Huhn, Gans und Truthahn, sie vermissten sie bei Ente, Taube, Papagei, Frosch und Kröte, ebenso bei verschiedenen Arten von Fischen. Beim Menschen fanden sie keine Drüsen, die sich mit denen vom Schaf und Ochs vergleichen liessen. Die mikroskopische Untersuchung bei Ochs und Schaf ergab (auch hier referiere ich nur neue oder abweichende Befunde): die Kapsel variiert in der Dicke in sehr weiten Grenzen und besteht aus fibrillärem Bindegewebe mit spärlichen, elastischen Fasern und glatten Muskelzellen, manchmal dringt der Sinus etwas in sie ein. Beim Ochsen ist die Kapsel locker und von Leucocyten durchsetzt; verhältnismässig häufig finden sich Blutgefässe und blutleere Räume, die zum Lymphgefässsystem zu gehören scheinen. Fettzellen innerhalb der Kapsel wurden nicht beobachtet. Die Trabekel sind unbedeutend beim Schaf, breiter und stärker beim Ochsen, oftmals hier dicker als die Kapsel selbst. Sowohl der periphere Sinus wie die zentralen Bluträume sind von einem flachen Endothel ausgekleidet. Die Kerne dieser Zellen sind spindelförmig und springen sowohl auf der Kapselseite als auch auf der des lymphoiden Gewebes ins Innere der Räume vor. Im Gegensatz zu dem peripheren Sinus fehlt einigen der kleinen zentralen ein Reticulum, dieses besteht, wo es vorhanden ist, aus unregelmässigen, meist dreieckigen Zellen mit feinem fibrillären Fortsatze. Die Sinusräume enthalten Massen von Pigment und pigmenthaltige Leucocyten. Die Menge des lymphoiden Gewebes und die Ausdehnung des Sinus variiert in sehr weiten Grenzen; ersteres ist gewöhnlich in rundlichen Knötchen angeordnet, beim Ochsen ausgesprochener als beim Schaf. Das adenoide Gewebe enthält zahlreiche Muskelfasern, die oft zu langen feinen Strängen angeordnet, die lymphoide Masse durchziehen. Gelegentlich trifft man in diesem Gewebe Blutgefässe; zu einem definitiven Schluss über die Blutversorgung der Drüsen zu kommen, waren die Autoren jedoch nicht imstande. Die übrigen untersuchten Tiere boten im allgemeinen Bau nur unwesentliche Verschiedenheiten. In Bezug auf die Auffassung der Organe glauben Vincent und Harri-

son, dass sich Übergänge einerseits zu der Milz, andererseits zu gewöhnlichen Lymphdrüsen finden, so dass sie sich nicht scharf von einander abgrenzen lassen. „A lymphatic gland has only to contain blood in part or the whole of its sinuses to constitute itself one of the varieties of hemolymph glands. In certain „accessory spleen", moreover, the splenic reticulum is so widened out as to approximative to a blood sinus of a hemolymph gland, and the Malpighian bodies are to diffuse as to resemble the lymphoid portions of the bloodlymph glands. So that spleen, hemolymph glands, and ordinary lymphatic glands form almost a continuous series."

In einer späteren Publikation (98) teilt Vincent mit, dass er die beim Hund gefundenen gelappten Drüsen fast konstant in der Zahl von $^1/_2$ Dutzend im Abdomen angetroffen habe, ebenso auch häufig bei der Katze. Er bekennt dann, keine Injektionen gemacht zu haben, noch ist es ihm geglückt, eine direkte Verbindung zwischen den Blutgefässen und dem „Lymphsinus" aufzufinden, doch glaubt er aus der grossen Zahl der roten Blutkörperchen in den Sinusräumen auf eine solche Kommunikation schliessen zu dürfen.

Der nächste Autor, der die Organe untersuchte, ist Drummond (00). Nach ihm finden sie sich bei Ochs und Schaf auch in der Halsregion. Die Drüsen besitzen einen Hilus, in den Gefässe eintreten. Auch beim Hund wurden sie unschwer festgestellt. Bei der Ratte trifft man sie fast immer am unteren Rande des Pankreas, links von der Mittellinie. Das lymphoide Gewebe in dem Zentrum der Drüse ist weniger kompakt und färbt sich weniger tief als das des peripheren Teils. Da die meisten Angaben Drummonds mit denen der übrigen Autoren, besonders Vincents und Harrisons übereinstimmen, erspare ich mir, sie nochmals aufzuzählen. Was die Blutversorgung betrifft, so hat Drummond Serienschnitte daraufhin untersucht, nachdem Injektionen beim Hunde vergeblich waren, da die Drüsen sich dann von gewöhnlichen Lymphdrüsen nicht mehr unterschieden. Beim Schaf tritt eine ziemlich breite Arterie am Hilus ein; diese teilt sich alsdann in mehrere Äste, die weiterhin rasch immer mehr sich verzweigen, sodass in kurzer Entfernung vom Hilus sich nur noch sehr kleine Gefässe finden; diese gehen in erweiterte kapillare Räume über, die mit dem Sinus kommunizieren.

Die Sinus stehen wieder untereinander in Verbindung. Das Blut sammelt sich schliesslich in zwei oder mehr dünnwandigen venösen Kanälen, welche sich im zentralen Teil der Drüse zu einer weiten Vene vereinigen, die am Hilus austritt. Die Zirkulation ist eine ausserordentlich langsame. Die Keimcentren enthalten nur feine kapillare Räume. Das Blut, das in die Drüsen gelangt, wird sehr rasch nach den peripheren Teilen geführt, von wo aus es durch das Sinussystem nach dem Zentrum zurückfliesst; die venösen Kanäle entstehen direkt aus dem Sinus. Was die Entwicklung angeht, so glaubt Drummond, dass sie von vornherein als besondere Bildungen für sich entstehen und nicht etwa aus gewöhnlichen Lymphdrüsen; dafür scheint ihm zu sprechen, dass ihre Verteilung nicht der der Lymphdrüsen entspricht und dass sie schon in frühen Stadien sich mit blossem Auge unterscheiden lassen; bei einem neun Zoll langen Kalbsfötus fanden sich mehrere Drüsen von 0,5—0,75 mm Durchmesser, die sich bei mikroskopischer Untersuchung als Blutlymphdrüsen erwiesen, daneben fanden sich reichlich gewöhnliche Lymphdrüsen. Auch von Drummond wird die Ähnlichkeit mit der Milz hervorgehoben.

Hauptsächlich am Menschen haben Morandi und Sisto (01) ihre Untersuchungen vorgenommen. Auf Grund eines grossen Materials halten sie sich für berechtigt, das Vorhandensein von typischen Blutlymphdrüsen auch beim Menschen zu behaupten und stellen sechs verschiedene Formen derselben auf, die in der Zusammensetzung des Kapselgewebes, in dem Gehalt an roten Blutkörperchen und bluthaltigen Zellen und in der Anordnung des lymphoiden Gewebes voneinander bald stärker bald geringer abweichen. Was den Ort des Vorkommens betrifft, so wollen sie die Organe überall da gefunden haben, wo auch gewöhnliche Lymphdrüsen sich finden, also auch z. B. in der Achselhöhle; Grösse, Form und Farbe unterliegt grossen Schwankungen. Die Kapsel besteht entweder nur aus fibrillärem Bindegewebe oder neben diesem aus Lagen glatter Muskelzellen in grösserer oder geringerer Ausdehnung. Eine Trennung in Mark- und Rindensubstanz ist oft ausgeprägt, oft nicht nachweisbar. In dem lymphoiden Gewebe finden sich zahlreiche weite, nur von einer endothelialen Auskleidung begrenzte Blutgefässe, die ab und zu von einem feinen Retikulum durchsetzt werden. Ähnlich gebaute Organe fanden die Autoren noch beim Hund und beim Kaninchen.

Eingehendere Angaben über das Verhalten der Gefässe oder über das Vorkommen von Lymphgefässen finden sich nicht. Injektionen wurden keine vorgenommen. Den experimentellen Teil, der sich mit der Frage nach den Folgen von Splenectomien befasst, glaube ich hier unberücksichtigt lassen zu dürfen.

Wie die italienischen Autoren hat Warthin (01 a und b) hauptsächlich menschliches Material zu seinen Arbeiten benutzt. Nach diesem Autor sind die Blutlymphdrüsen, „taking the presense of a sinus containing blood in place of lymph as the essential feature of a hemolymph gland,“ ganz konstant im menschlichen Körper anzutreffen und zwar im retroperitonealen Fettgewebe, in der Wurzel des Mesenteriums, am Beckeneingang, im Mediastinum und in der Cervicalregion. Inbezug auf Farbe und Grösse unterliegen die Drüsen grossen Schwankungen; sie sind gewöhnlich von einem verhältnismässig weiten Gefässplexus umgeben, Lymphgefässe finden sich bei der Drüse mit peripheren Blutsinus keine, wohl aber bei solchen mit gemischten Typus. Warthin teilt die Lymphdrüsen des Körpers in zwei Gruppen ein, solche, die einen Lymphsinus enthalten — gewöhnliche Lymphdrüsen — und solche mit einem Blutsinus — Blutlymphdrüsen —; dazwischen finden sich alle Übergänge; die Blutlymphdrüsen zerfallen nach ihm wiederum in zwei Gruppen, die „Milzlymphdrüsen“ (splenolymph glands) und die „Knochenmarklymphdrüsen“ (marrowlymph glands). Die ersteren sind die häufigeren; Kapsel und Blutsinus wurden wie von den älteren Autoren beschrieben. Die Sinusräume besitzen ein Retikulum, in dessen Maschen der Blutstrom fliesst, es ist bedeckt von abgeplatteten Endothelien, die aber manchmal schwer zu erkennen sind, so dass das Blut direkt die Gewebsfasern zu umspülen scheint. Eine exakte Untersuchung des Gefässsystems wurde nicht vorgenommen; „es scheint wahrscheinlich“, dass die Arterien schliesslich in die Blutsinus sich öffnen, von wo sich das Blut wieder in Venen sammelt; die Blutzirkulation muss eine sehr langsame sein. Die „Knochenmarklymphdrüsen“ finden sich besonders unter pathologischen Bedingungen und nur an beschränkten Stellen, sie besitzen Lymphgefässe und nähern sich der Beschreibung nach in ihrem Bau mehr gewöhnlichen Lymphdrüsen; es finden sich ab und zu Riesenzellen, die denen des Knochenmarks gleichen. Jedoch dürfte meines Erachtens dieser Befund, der auch in Milz und gewöhnlichen Lymphdrüsen

gemacht werden kann, nicht hinreichend sein, die von Warthin gebrauchte Benennung zu rechtfertigen; aus Warthins Beschreibung geht jedenfalls nicht hervor, dass irgend eine Ähnlichkeit im Bau besteht, die allein nur den Namen rechtfertigen könnte.

In einer späteren Mitteilung stellt derselbe Autor (02a) namentlich unter Berücksichtigung meiner Injektionsergebnisse (02a) alle Punkte zusammen, die die Blutlymphdrüsen als Organe sui generis erscheinen lassen.

Der letzte Autor endlich, der die Drüsen eingehend untersucht hat, ist Lewis (02). Er hat die Drüsen der Ratte zum Ausgangspunkt seiner Untersuchungen gemacht und betrachtet diese als typische Bildungen. Milz, Blutlymphdrüsen und Lymphdrüsen fasst er unter dem gemeinsamen Namen „hemo-lymph glands“ zusammen und trennt die Blutlymphdrüsen in solche mit und in solche ohne Lymphgefässe; letztere bezeichnet er zusammen mit der Milz als „hemal glands“, erstere als „hemal lymphatic glands“ und die gewöhnlichen Lymphdrüsen als „lymphatic glands“. Den ersten Typus fand er bei Mensch, Schaf, Ochse, Pferd, Schwein, Ratte, Maus, Eichhörnchen, Maulwurf, Huhn, Fasan und Kröte; letzteren bei Hund, Katze, Frettchen, Hermelin und Wiesel. Seine Angaben über den allgemeinen Bau der Organe unterscheiden sich in den wesentlichen Punkten nicht von denen der früheren Autoren, dagegen berichtet er eine Reihe abweichender Befunde. So findet er, dass rote Blutkörperchen niemals frei in den Maschen des lymphoiden Gewebes lägen, sondern stets in Kapillaren, allerdings oft mit undeutlicher Wand; ferner behauptet er, dass die Sekundärknötchen gegen die Sinusräume durch einen Endothelbelag abgegrenzt seien. Endothelzellen würden auch die Sinusräume selbst, bezw. das Maschenwerk auskleiden, sodass nackte Bindegewebszellen nie vom Blutstrom bespült würden. Das Endothel der Gefässe würde kontinuierlich in das dieser Räume übergehen. Was die Blutgefässe angeht, so hat er bei der Ratte Injektionen von der Arterie und Vene aus vorgenommen und behauptet auf Grund derselben eine direkte Einmündung in die Sinusräume, was er durch eine Abbildung veranschaulicht. Lymphgefässe fehlen den Drüsen der Ratte vollständig, beim Hund aber würden sie neben den Blutgefässen in die Sinusräume einmünden. Diese Räume

fasst er bei den typischen Blutlymphdrüsen als Venen auf, die von einem feinmaschigen Retikulum durchsetzt wären und vergleicht sie mit den von Böhm und Davidoff beschriebenen Räumen[1]) der Milz. Eine ebenso merkwürdige Auffassung hat Lewis auch vom Bau dieses Organs: er glaubt, dass die Milzknötchen von dem umgebenden Gewebe durch einen Endothelbelag abgeschlossen wären und hält die Pulparäume für Kapillaren, die mit den Venen und Arterien in direkter Verbindung ständen; er erklärt sich demnach für einen Anhänger der geschlossenen Blutbahn. Diese Auffassung, für die besondere Beweise nicht beigebracht werden, ist eine durchaus irrtümliche und zwar deswegen, weil man unter „geschlossener" Bahn den Ausschluss einer Kommunikation mit den Pulparäumen versteht, während Lewis tatsächlich also das Vorhandensein der „offenen" Bahn behauptet; die Pulparäume als Kapillaren zu betrachten, ist, wie ich noch erörtern werde, nur dann zulässig, wenn man eine Begriffsänderung mit diesem Ausdruck verbindet. So hat also auch diese letzte Arbeit nichts Neues gebracht und der Vergleich mit der Milz trifft infolge der falschen Vorstellung, die Lewis anscheinend von dem Bau derselben hat, nicht den Kernpunkt der Frage.

Wenn wir die Angaben all dieser Autoren überblicken, so müssen wir uns sagen, dass ein zwingender Beweis dafür, dass wir in den Blutlymphdrüsen wirklich besondere Organe vor uns haben, nicht erbracht worden ist. Überall wird das Vorhandensein von Blut in den Sinusräumen im Sinne einer direkten Kommunikation dieser Räume mit den Blutgefässen gedeutet und eine solche auch behauptet, aber weder durch Injektionen, noch durch Verfolgung auf Serienschnitten eine strikte Beweisführung unternommen. Der einzige, der sich auf diesem Wege versuchte, ist Lewis. Aber er hat insofern einen recht unglücklichen Griff getan, als er die Drüsen der Ratte als Typus aufstellt und von ihnen behauptet, dass sie der Lymphgefässe entbehren. Die Sinusräume sollen hier direkt mit arteriellen Kapillaren und Venen in Verbindung stehen, wie er das auf Taf. I, Fig. 5 bei ca und v auch allerdings stark schematisiert abbildet. Ich möchte gleich hier

[1]) Es handelt sich hierbei um die Milzsinus, die jene Autoren noch in der 2. Auflage ihres Lehrbuches irrtümlich für besondere Pulparäume hielten.

erklären, dass Lewis anscheinend einem Irrtum zum Opfer fiel; denn gerade den Drüsen der Ratte kommen Lymphgefässe zu und was er in seiner Abbildung als Vene bezeichnet, ist zweifelsohne ein Lymphgefäss.

Weil also durch die bisherigen Arbeiten die Frage keineswegs geklärt ist; weil vor allen Dingen das Verhalten der Blut- und Lymphgefässe zu den Drüsen nicht genügend untersucht wurde, weil auch sonst noch eine Reihe irrtümlicher Auffassungen bestehen, möchte ich meine Beschreibung dieser Organe ohne Rücksicht auf bereits bekanntes etwas ausführlicher gestalten. Wie ich schon hervorgehoben habe, beschränke ich mich jedoch hier nur auf die Schilderung des Baues beim Schafe und möchte bitten, bei etwaigen Nachprüfungen oder Einwendungen sich nur an diese Spezies halten zu wollen, da nicht unwesentliche Verschiedenheiten bei den einzelnen Tierarten vorkommen.

I. Bau der Drüsen.

Untersuchungsmethoden.

Die Drüsen sucht man am besten am geschlachteten und völlig entbluteten Tiere auf, nachdem der Darm und seine Anhänge herausgenommen wurden, während die Nieren noch an Ort und Stelle bleiben; man kann sie dann mitsamt dem Fett herausnehmen, tut aber gut, sie vor dem Einlegen von dem umgebenden Fettgewebe zu befreien; da die Kapsel leicht einreisst, ist bei dieser Manipulation Vorsicht geboten. Als ausgezeichnetes Fixationsmittel, das sowohl für das Studium der gröberen wie der feineren Verhältnisse geeignet ist, empfehle ich die Zenker'sche Flüssigkeit in der bekannten Anwendung. Zur Färbung benutze ich die bereits von mir für die Milz angegebene (01 a) Dreifachfärbung mit Hämalaun, Orange und Rubin S., für die Darstellung des Bindegewebes besonders geeignet ist das Mallory'sche Hämatoxylin oder die Chromsilbermethode nach Oppel. Elastische Fasern lassen sich mit Resorcin-Fuchsin leicht darstellen. Für Injektionszwecke wandte ich Berliner Blau an; die Veneninjektion gelingt sehr leicht, indem man mit einer Pravaz-Spritze in eine Drüse einsticht und die Farblösung einspritzt, es füllt sich dann ohne weiteres die Vene der Drüse und von dieser aus die Vene der benachbarten; will man zu bestimmten Zwecken eine besonders sorgfältige Fixation erzielen,

so kann man die Injektionsflüssigkeit (Sublimat-Eisessig, Flemming- oder Hermann'sche Lösung) auch auf diesem Wege dem Innern der Drüse zuführen. Viel schwieriger ist die Injektion der Arterie, die ich gleichfalls mit Berliner Blau vornahm; die Arterien sind so klein, dass sie kaum mit blossem Auge zu erkennen sind, vollends unmöglich aber ist es, ein Kanüle in sie einzuführen, und am ganzen Tier zu injizieren ist nicht leicht angängig, da das ein sehr kostspieliges Verfahren wäre. Ich half mir daher in folgender Weise: das retroperitoneale Fett von den Nieren abwärts bis zum Rande des grossen Beckens wurde sorgfältig mitsamt den Gefässen herausgenommen, alle sichtbaren durchschnittenen Arterien unterbunden und nun in die Aorta die Injektionsflüssigkeit eingespritzt (wo sie abläuft, unterbindet man sofort). Dabei gelingt es nun, die kleinen von der Aorta oder auch von den Art. iliac. abgehenden, und in das Fettgewebe verlaufenden Arterien zu füllen; man sucht dann die Abgangsstelle am Hauptgefäss auf, führt dort eine feine Kanüle ein und spritzt vorsichtig mit einer Pravaz-Spritze die Farblösung ein. Ist die Injektion geglückt, so umschneidet man die Drüse und bringt sie ohne weiteres in die Fixationsflüssigkeit, sie im übrigen wie sonst behandelnd. Für das Aufsuchen der Drüsen bei kleineren Tieren empfiehlt es sich, die Tiere durch Halsschnitt sich entbluten zu lassen und dann sehr vorsichtig, ohne Verletzung von Gefässen, Magen und Darm zur Seite zu schlagen; man wird dann bei der Ratte z. B. die Drüsen leicht an der hinteren Fläche des Pankreas sowie oberhalb der linken Nierenarterie auffinden; will man diese herausnehmen, so präpariere man vorsichtig die l. Niere ab und schlage sie nach rechts herüber, dann stösst man ohne weiteres auf die Drüsen.

Lage der Drüsen.

Die Drüsen finden sich im retroperitonealen Fettgewebe abwärts von den Nieren und am Beckeneingang. Sie halten sich dabei vorwiegend in nächster Nähe der grossen Gefässe (Aorta und Art. iliac.), auf deren ventralen und seitlichen Flächen sie allseits vom Fett umgeben, besonders häufig angetroffen werden; in gleicher Weise findet man sie in der Gegend der Nierenarterie, jedoch an allen Orten nie so, dass sie, wie das schon behauptet wurde, direkt den Gefässen angelagert wären. Auch

im Mediastinalraum habe ich sie gesehen, jedoch nicht so zahlreich wie im Abdomen. Ob sie sich auch sonst noch im Körper finden, weiss ich nicht, ich habe keine besondere Sorgfalt darauf verwendet, mich darüber zu informieren, weil ich das vorerst für weniger wichtig halte. Sie liegen vereinzelt oder mehr in Gruppen beieinander; gar nicht selten sind sie, namentlich die kleineren, wie Perlschnüre in Reihen angeordnet.

Auffallend ist die Unregelmässigkeit ihres Vorkommens. Man kann oft viele Schafe durchmustern, ohne an den Prädilektionsstellen irgend welche zu finden, dann aber trifft man sie wieder in grossen Mengen. Alter und Geschlecht ist dabei anscheinend ohne jeglichen Einfluss, ebenso der Ernährungszustand des Tieres; sie finden sich bei jungen und alten, fetten und mageren Individuen, bei männlichen, weiblichen und kastrierten oder sie können überall da fehlen. Auch die Jahreszeit spielt hierbei keine Rolle. Der Schafhändler und die Schlächter, die ich im Laufe meiner Untersuchungen für die Frage interessierte, neigen zu der Ansicht, dass die Drüsen bei Tieren, die direkt von der Weide kommen und nicht lange in Ställen gehalten wären, häufiger seien; ich konnte mich aber von der Richtigkeit dieser Beobachtung nicht mit Sicherheit überzeugen. Diesen Unregelmässigkeiten entsprechend, unterliegt auch die Anzahl, in der sie sich bei einem Tiere finden, ausserordentlichen Schwankungen; oft erscheint das ganze Fettgewebe wie gesprenkelt damit, dann wieder trifft man nur vereinzelte, oft nur zwei oder drei; ob sie dann etwa an anderen Körperstellen in grösserer Zahl zu finden sind, darüber konnte ich mich nicht vergewissern.

Allgemeiner Habitus.

Wie grosse Variationen im Vorkommen und überhaupt in der Zahl der Drüsen bestehen, so ist auch die Grösse keine sich gleichbleibende. Von der Grösse eines Stecknadelkopfes bis zu der einer Walnuss finden sich alle Übergänge. Im Allgemeinen dürfte die Erbsengrösse überwiegen; doch ist zu bemerken, dass man gewöhnlich alle Grössen bei demselben Individium antrifft. Dabei besteht zwischen Grösse und Anzahl keinerlei Beziehungen, es kommen bei einem Tier drei bis vier winzig kleine vor und sonst nichts; bei einem anderen 20 und mehr bis Kirschkerngrösse neben kleinen und noch grössern.

Ganz grosse Formen erscheinen uneben und ungleichmässig, sodass es den Anschein hat, als wenn sie einem Zusammenwachsen mehrerer kleineren ihre Entstehung verdanken würden.

Was die Form angeht, so zeigt diese eine grössere Konstanz; die Drüsen sind in weitaus den meisten Fällen ausgesprochen rundlich (Fig. 1), seltener sind mehr ovale Formen (Fig. 2), richtig bohnenförmige und abgeplattete sind nicht gewöhnlich.

Ihre Farbe ist ein entschiedenes Rot (Fig. 2), allerdings findet es sich in allen Nuancen abgestuft von Scharlach- bis Purpurröte, nicht selten ist ein Stich ins Bräunliche, oft sind die Drüsen auch tief dunkelrot, fast schwarz. Merkwürdig ist, dass diese Unterschiede manchmal auch an ein und derselben Drüse, dann an verschiedenen Stellen ausgeprägt sind. Die rote Farbe ist jedoch nicht gleichmässig, sondern die Oberfläche erscheint durch das Hervortreten hellerer Flecke in wechselnder Deutlichkeit marmoriert (Fig. 2); man erkennt leicht, dass diese Zeichnung, da die Oberfläche glatt ist und keine diesen Stellen entsprechende Unebenheiten aufweist, auf das Durchscheinen von Bildungen zurückzuführen ist, die im Innern der Drüse liegen. Besonders deutlich tritt diese Zeichnung am fixierten Objekt hervor (Fig. 1).

Eine weitere Eigentümlichkeit der Drüse ist, dass die Oberfläche stets glatt und gespannt ist, sie glänzt und zeigt keinerlei Falten (wenigstens unmittelbar nach dem Tode nicht). Demgemäss fühlen sich die Drüsen stets prall an, versucht man eine Impression zu machen, so gelingt das nicht; bei stärkerem Druck zerquetscht man die Drüse, das Innere spritzt dann heraus.

Lässt man die Drüsen längere Zeit liegen, so beginnt die Oberfläche sich zu falten und einzutrocknen, dabei werden die Grenzen der Drüsen gegen das Fettgewebe verwischt und zwar deswegen, weil sehr reichlich Blutfarbstoff in die Umgebung diffundiert; letzteres tritt auch dann ein, wenn man die Drüsen in physiologische Kochsalzlösung bringt.

Schneidet man eine Drüse durch, so fliesst in grösserer oder geringerer Menge Blut ab, das Innere stellt eine rote, mit weisslichen Partien vermischte, sehr weiche, pulpöse Masse dar. Ein Ausstrichpräparat davon lässt in ungeheuren Mengen rote Blutkörperchen erkennen neben zusammengeballten Haufen von

Leukozyten. Ein Durchschnitt durch eine fixierte Drüse lässt die weissen Partien stärker hervortreten, so dass dann die Zeichnung ausserordentlich an die der Milz niederer Säuger erinnert.

Gefässversorgung der Drüsen.

Es gelingt sehr leicht, die Organe aus dem umgebenden Fettgewebe herauszuschälen, nur an einer Stelle hängt dieses fester mit der Drüsenoberfläche zusammen, die dort auch eine kleine Einsenkung aufweist; es ist dies die Stelle, wo die Gefässe in das Innere eindringen und die man als Hilus bezeichnen kann. Regelmässig findet man hier eine sehr feine leere Arterie und und eine im Verhältnis dazu ziemlich weite Vene, die in vielen Fällen noch mehr oder weniger Blut enthält; dieses Blut kann flüssig sein oder aber es stellt eine feste mehr geronnene Masse dar. Manchmal ist die Vene ausserordentlich weit, stark geschlängelt und mit dieser roten Masse vollgepfropft; das Kaliber ist dabei ein wechselndes dadurch, dass an manchen Stellen Einschnürungen vorhanden sind, die jedoch nicht immer auf Rechnung von Klappen zu setzen sind. Bei oberflächlicher Betrachtung imponiert dann ein derartiges Gefäss wie eine Zahl perlschnurartig aneinander gereihter kleiner Drüsen.

Die Arterien sind Äste kleinster Arterien, die direkt von dem Hauptgefäss (Aorta oder Art. iliac. comm.) ihren Ursprung nehmen und in dem Fettgewebe sich verzweigen; die Vene vereinigt sich mit denen benachbarter Drüsen zu einem Stämmchen, das noch Zufluss aus dem Fettgewebe bekommt und direkt in die V. cava inf. oder Vena iliac. comm. mündet; diese Einmündungsstellen sind durch kleine Klappen bezeichnet. Bei arterieller Injektion erkennt man (Fig. 1), dass sich von der Hauptarterie der Drüse am Hilus kleinere Zweige absondern, die in der Kapsel verlaufen und eine ausserordentlich zierliche Zeichnung bedingen, allerdings dürfte in der Fig. 1 ein Teil dieser Gefässchen auch in der Tiefe liegen und nur durchscheinen. In gleicher Weise erhält auch die am Hilus austretende Vene (Fig. 2) Zufluss von Gefässen der Kapsel; häufig wölben diese die Oberfläche etwas vor. Das Fett haftet an ihnen stärker wie sonst an der Kapsel.

Ein Eintritt von Gefässen an anderen Stellen als am Hilus ist nicht zu konstatieren, insbesondere sieht man nichts, was als

zu- oder abführende Lymphgefässe zu deuten wäre; daraus kann natürlich nicht auf das Fehlen derselben geschlossen werden. Will man sich davon mit Sicherheit überzeugen, so hat man nur nötig, eine Einstichinjektion in irgend eine der grösseren Drüsen vorzunehmen. Die Farblösung fliesst dann rasch aus der am Hilus austretenden Vene ab und füllt von da aus genau auf demselben Wege die Nachbardrüsen, es gelingt so ausserordentlich leicht eine ganze Anzahl derselben zu injizieren. Ist noch Blut in den Venen vorhanden, so wird dieses von der Injektionsmasse verdrängt. Zu gleicher Zeit wie in die Drüsen gelangt die Farbe aber auch in die Hauptvene und fliesst dort ab. Aus diesen Versuchen geht klar und unzweideutig hervor, dass den Drüsen ausser den oben beschriebenen am Hilus eintretenden beiden Gefässen (Arterie und Vene) keine weiteren, vor allem keinerlei Lymphgefässe, zukommen.

Allgemeiner Aufbau.

An einem Durchschnitt durch die Drüse kann man ohne weiteres drei Teile unterscheiden, die das Organ zusammensetzen und zwar eine Kapsel, bluthaltige Räume und lymphoides Gewebe, dazu kommen dann noch als Gefässe Arterien und Venen. Die spezielle Anordnung ist folgende (Fig. 3): Unmittelbar innerhalb der Kapsel (c) und zwar im ganzen Umkreis derselben liegt ein weiter mit roten Blutkörperchen vollgepfropfter Raum (s), der von Fortsetzungen des Kapselgewebes (r) durchsetzt wird; mehr im zentralen Teil findet sich das lymphoide Gewebe (l), das jedoch gleichfalls von bluthaltigen Räumen (s^1) unterbrochen wird. Mark und Rindensubstanz kann nicht unterschieden werden. Wenn auch in allen Fällen diese allgemeine Anordnung dieselbe bleibt, so ist doch leicht zu konstatieren, dass im einzelnen eine grosse Variationsmöglichkeit besteht, vor allem hinsichtlich der Masse der an dem Aufbau der Drüse beteiligten Gewebe; so können die bluthaltigen Räume sehr gross sein und, tief zwischen das lymphoide Gewebe eindringend, es in einzelne Inseln zerlegen (Fig. 4); andrerseits wieder kann dieses einen grossen Teil der Drüse bilden und dadurch die Bluträume ausserordentlich einengen: das kann soweit gehen, dass die mehr zentral gelegenen Bluträume fast ganz zum Verschwinden gebracht werden und der periphere nur noch durch einen schmalen Saum dargestellt

wird. Auch die Dicke der Kapsel unterliegt Schwankungen, wenn auch nicht in grossem Maasse; dass ihre Stärke in irgend einem Verhältnis zu der Grösse der Drüse steht, vermag ich nicht zu behaupten.

a) Bau der Kapsel.

Die Kapsel (Fig. 5) besteht aus fibrillärem Bindegewebe, dessen einzelne Züge sich in den verschiedensten Richtungen durchkreuzen. Die Bündel liegen verhältnismässig locker und werden von Wanderzellen (e) durchsetzt, unter denen besonders die eosinophilen auffallen. Daneben finden sich auch elastische Fasern, unter denen die feinen vorherrschen, gröbere sind selten. Ein konstantes und wesentliches Element der Kapsel sind glatte Muskelzellen, sie treten besonders deutlich auf einen Tangentialschnitt hervor und lassen neben ihrem charakteristischen Kerne (n) sehr schön die feine Längsstreifung (f) erkennen. Eine bestimmte Verlaufsrichtung der Zellen ist nicht nachzuweisen, gleich den Bindegewebsbündeln durchflechten sie sich, ohne deutlich besondere Lage zu bilden. Hat man, wie eingangs bemerkt, mit Orange und Rubin gefärbt, so heben sich die gelben Muskelzellen sehr scharf von den roten Bindegewebsfasern ab; es will mir dabei scheinen, als wenn einzelne Züge derselben von diesen besonders umscheidet werden. Die Kapsel ist reich an Gefässen; ich habe bereits darauf hingewiesen, dass Äste der Arterien und Venen eine Strecke weit in ihr verlaufen, ehe sie sich in die Substanz der Drüse einsenken. Diese Gefässe werden auf ihrem Weg von stärkeren Muskelzügen begleitet, die oft eine ganz besondere hier nicht näher zu erörternde Anordnung zeigen. Als Lymphbahnen dürften kleinere Spalträume zu deuten sein, die aber nicht in das Drüseninnere gelangen. Ausstülpungen der Bluträume in die Kapsel, wie sie von einigen Autoren angegeben werden, habe ich nie beobachtet, wohl dagegen direkte Übergänge venöser Räume in weite Kapselvenen (Fig. 15), worauf ich noch zu sprechen kommen werde; derartige Bilder mögen wohl zu jener Behauptung Veranlassung gegeben haben. Dagegen sah ich, dass sich lymphoides Gewebe in der Kapsel etabliert hatte und dass dabei das fibrilläre Bindegewebe zu einem mehr retikulierten aufgelockert wurde, wie das von Stöhr (91) bei der Entstehung der Lymphknötchen im Verdauungstraktus angegeben wird. Der Reichtum der Kapsel an elastischen Fasern

und an glatten Muskelzellen ist ein sehr verschiedener; letztere sind zwar stets in grosser Anzahl vorhanden, manchmal aber scheint es, als wenn die Kapsel tatsächlich nur aus ihnen bestände, so sehr tritt das fibrilläre und elastische Gewebe in den Hindergrund.

b) Bau der bluthaltigen Räume.

Das, was am meisten an den Organen auffällt, sind die Räume, die unmittelbar innerhalb der Kapsel liegen und überall nach dem Zentrum der Drüse zu zwischen das lymphoide Gewebe eindringen; dieses wird dadurch in einzelne Haufen zerlegt, die aber stets durch mehr oder weniger breite Brücken untereinander in Verbindung bleiben (Fig. 4). Die Räume enthalten stets rote Blutkörperchen in ungeheuren Mengen; diese können wohl auch in etwas geringerer Zahl vorhanden sein, in der Mehrzahl der Fälle sind die Räume dagegen buchstäblich damit vollgepfropft (Fig. 4, 15, 19, 25); die Leukozyten spielen ihnen gegenüber an Zahl eine weitaus geringere Rolle. Oft sind die Räume derart angefüllt, dass Erythrozyt an Erythrozyt liegt und bei Injektionen die Farblösung überhaupt kaum Platz zum Eindringen findet (Fig. 25). Die Anwesenheit der roten Blutkörperchen in solchen Mengen bedingt die rote Farbe und das pralle Aussehen der Drüsen. Die Räume werden von einem weitmaschigen Retikulum durchsetzt, das einerseits mit der Kapsel, andrerseits mit dem lymphoiden Gewebe in Verbindung steht. Das Maschenwerk tritt besonders deutlich hervor, wenn man einen Rasiermesserschnitt auspinselt (Fig. 6), was leicht gelingt, da die Maschen weit sind und die roten Blutkörperchen besser als die Leukozyten herausfallen. Die Breite der Räume und die Weite der Maschen bedingt es, dass derartige Bilder sehr merklich von denen abweichen, die man bei Lymphdrüsen zu sehen gewohnt ist. Was den Bau dieses Netzwerkes betrifft, so ist zunächst hervorzuheben, dass gröbere Züge, wie man sie bei den oben genannten Organen und auch der Milz in Form der Balken als Regel findet, sehr spärlich sind und überhaupt nur da auftreten, wo Gefässe von der Kapsel her nach dem lymphoiden Gewebe verlaufen. Bei sehr starker Vergrösserung und dünnen Schnitten erkennt man, dass das Gewebe aus einem Synzytium besteht (Fig. 7), das dadurch charakterisiert ist, dass allseitig in dem Protoplasma Fasern (rf) eingebettet sind. Diese Fasern, die man bald

ausserordentlich fein, bald stärker findet, können sich zu gröberen (f[1]) vereinigen, die in den meisten Fällen noch im Querschnittsbild ihre Zusammensetzung aus feineren Elementen verraten. Die Kerne, die von den Leukozyten (l') durch ihre längliche Form und ihre lockere Chromatinanordnung mit Leichtigkeit unterschieden werden können, liegen entweder vereinzelt (n) oder zu mehreren beieinander (n') in die von den Fasern durchzogenen Protoplasmamassen eingebettet: in nächster Nähe der Kerne fehlen die Fasern überhaupt, oder es finden sich nur feinere Elemente. Während im Allgemeinen also sonst die Fasern allseitig im Cytoplasma aufzutreten scheinen, begegnet man ab und zu Kernen, die nach dem Maschenraum zu nicht deutlich oder nur spärlich von Protoplasma umgeben werden, während sie auf der entgegengesetzten Seite an stärkere Fasern angrenzen (en), ihrem sonstigen Charakter nach aber sich in nichts von den übrigen unterscheiden. Das Retikulum steht überall mit dem fibrillären Bindegewebe der Kapsel in Zusammenhang: dass sich glatte Muskelzellen von dieser in jenes fortsetzen, habe ich niemals beobachtet; diese finden sich nur in den oben erwähnten gröberen Zügen, welche Gefässe begleiten. Hier finden sich auch elastische Elemente, die sich jedoch nach dem eigentlichen Retikulum hin verlieren und nur in dem Gebiete der Auffaserung der gröberen Gefässzüge einen ziemlich konstanten Anteil des Maschenwerkes der Bluträume bilden (Fig. 8 ef).

c) Bau und Anordnung des lymphoiden Gewebes.

Dadurch, dass der periphere Teil der Drüsen allseitig ausschliesslich von den Bluträumen eingenommen ist, erscheint das lymphoide Gewebe mehr nach der Mitte der Drüse verlagert (Fig. 3); in grösserer oder geringerer Ausdehnung kann es auch hier durch jene Räume in kleinere Partien zerlegt werden (Fig. 4). Im allgemeinen kann man an ihm zweierlei Gewebsarten unterscheiden und zwar ein mehr lockeres und durchsichtigeres (sk) und ein dichteres; jenes erscheint bei der Färbung mit Kernfarbstoffen hell, dieses dunkel. Das hellere Gewebe ist auf jedem Schnitt nahezu kreisrund, bildet also in räumlicher Ausdehnung kugelige Massen, letzteres lässt keine bestimmte Anordnung erkennen. Auffallend ist, dass jenes Gewebe sich vornehmlich im Umkreis des peripheren Blutraumes findet, in den es allent-

halben sich mehr oder weniger vorwölbt (Fig. 3 und 4), ohne jedoch, wie Figur 4 lehrt, ausschliesslich auf dieses Gebiet angewiesen zu sein; in der Regel ist es auch gegen die Bluträume hin von einer wenn auch oft sehr schmalen Zone des übrigen lymphoiden Gewebes umgeben. Nach Analogie mit den übrigen adenoiden Organen sind diese Gewebsteile als Sekundärknötchen zu bezeichnen. Die buckelförmigen Vorwölbungen in den peripheren Blutraum scheinen durch die Kapsel durch und bedingen die oben erwähnte Zeichnung der Oberfläche (vergl. Fig. 3 und 4 mit Fig. 1 und 2). Was den feineren Bau des lymphoiden Gewebes (Fig. 9) angeht, so besteht dasselbe, abgesehen von den Sekundärknötchen, aus zweierlei Zellen und zwar aus solchen mit grösseren, länglichen und chromatinärmeren, bei Färbung daher heller erscheinende Kernen (rz) (Retikulumzellen) und aus solchen mit kleinen, rundlichen und chromatinreichen, also dunkleren Kernen (l') (Leukozyten); die Retikulumzellen stehen überall untereinander in Verbindung und bilden so ein Netzwerk mit engeren oder weiteren Maschen, in welche jene zweite Art von Zellen eingelagert ist. Ausser den Leukozyten liegen aber auch in den Maschenräumen rote Blutkörperchen (e); während ihre Zahl manchmal eine geringe ist, können sie sich gelegentlich in solchen Mengen finden, dass sie den Leukozyten an Zahl gleichkommen oder sie übertreffen.

Die Sekundärknötchen bestehen zum Unterschiede von dem beschriebenen adenoiden Gewebe in der Hauptsache aus grossen protoplasmareichen Zellen mit grossen, länglichen oder bläschenförmigen chromatinarmen Kernen, die bald dicht gedrängt aneinander liegen, bald durch engere oder weitere in fixiertem und gefärbtem Präparate leer bezw. farblos erscheinende Spalträume getrennt sind. Meist werden Mitosen angetroffen. Hat man eine Färbung für Bindegewebsfasern (Fig. 10) angewendet, so fällt sofort auf, dass im Bereiche der Sekundärknötchen (sk) die Fasern fehlen bezw. nur in der Adventitia der arteriellen Kapillaren nachweisbar sind (ac); dies trifft sowohl bei der Darstellung mit Rubin, wie mit Mallory'schen Hämatoxylin oder mit Chromsilber zu. Dagegen erkennt man leicht, dass in der Peripherie der Knötchen das Retikulum des lymphoiden Gewebes in konzentrischen Zügen angeordnet ist, die parallel der kugeligen Oberfläche gespannt erscheinen; die Maschenräume sind dadurch

enger und zwar in radiärer Richtung zusammengepresst, in tangentialer ausgezogen (rf). Das Retikulum imponiert durch diese Anordnung als besondere Hüllschicht der Knötchen. Am ausgesprochensten findet man diese Erscheinung bei grossen Sekundärknötchen, während bei den kleineren die Hüllbildung erst nur angedeutet wird. Beim Auspinseln ebenso wie bei Verdauungsversuchen an Schnitten fällt auf, dass die Stelle der Knötchen gegenüber dem lymphoiden Gewebe ganz oder nahezu ganz leer erscheint.

Fasst man diese Beobachtungen zusammen und erinnert sich noch der von den älteren Autoren bei den ähnlichen Bildungen der Milz gemachten und auch an unseren Drüsen leicht zu bestätigenden Tatsache, dass nämlich die Sekundärknötchen beim Zerdrücken einen weisslichen, flüssigen Inhalt austreten lassen (Milzbläschen der alten Autoren), so gelangt man zu der Auffassung, dass die Knötchen stark von Flüssigkeit durchtränkt sind, nur aus saftreichen Zellen bestehen und keine — mit Ausnahme der Gefässe — Bindegewebsfasern enthalten. Da man weiterhin konstatieren kann, dass in ihnen ein Maschenwerk vorkommt, allerdings mit weiten Maschen, in denen locker freie Zellen liegen, und dass mit keinem Mittel in diesem Retikulum Fasern nachweisbar sind, so muss dieses rein zelliger Natur sein. Die Tatsache ferner, dass man einerseits Knötchen von allen Grössen trifft, die entsprechend ihrem Umfang sich mehr oder weniger von der Umgebung abgrenzen, und dass andrerseits Degenerationsvorgänge in ihnen häufig sind, führt mit den übrigen Beobachtungen zu dem Schlusse, dass die Knötchen keine örtlich konstanten Bildungen sind und in der Weise entstehen, dass an einer Stelle des lymphoiden Gewebes eine starke Zellvermehrung einsetzt, die mit einer reichlichen Säftedurchtränkung einhergeht und zunächst zu keiner Faserdifferenzierung führt; indem dieser Prozess allseitig in radiärer Richtung fortschreitet, wird das zunächst gelegene Netzwerk des lymphoiden Gewebes durch den radiär wirkenden Druck zusammengedrängt und zwar um so mehr, je grösser die wachsende Zone (d. h. das Sekundärknötchen) wird, bis das angrenzende Retikulum schliesslich in der oben beschriebenen Anordnung als Hüllschicht imponiert.

Es wäre nunmehr die Frage zu erörtern, wie sich das lymphoide Gewebe zu den Bluträumen verhält. Aus der Fig. 11,

die einen Teil der Figur 10 bei stärkerer Vergrösserung wiedergibt, geht ohne weiteres hervor, dass das Retikulum (r) des Blutraumes (s) mit dem des lymphoiden Gewebes (l) in direkter Kommunikation steht, dass also eine scharfe Genze nicht existiert. Von einer mehr oder weniger markierten Stelle an treten in den Maschenräumen des Retikulums Leukozyten auf, wobei aber innerhalb des Grenzgebietes eine schmälere oder breitere Zone liegt, in der sich rote Blutkörperchen und Leukozyten in den Maschen finden. Dort wo es zur Ausbildung von Sekundärknötchen (Fig. 10 sk) gekommen ist, wird durch die in ihrem Wesen oben charakterisierte Hüllschicht eine schärfere Abgrenzung gegenüber dem Blutraum bedingt: die Maschen werden durch die Spannung des Netzes ausserordentlich verengt (conf. Textfigur 1 mit 2) und durch die so entstandene nahe Aneinanderlagerung

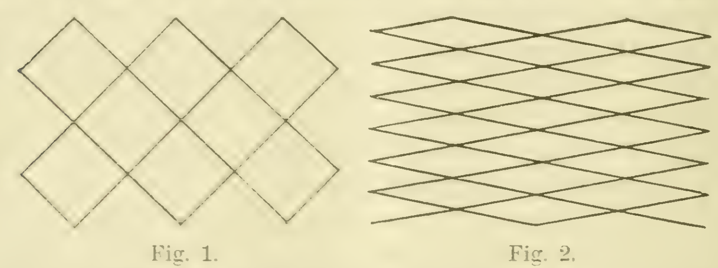


Fig. 1. Fig. 2.

Schema zur Verdeutlichung der durch Spannung bedingten Verengerung von Retikulummaschen und Aneinanderlagerung der Netzbalken.

der Netzbalkchen kann der Eindruck einer völligen Begrenzung entstehen. Selbstverständlich bleibt aber durch die Kommunikation der Maschenräume auch in den extremen Fällen eine Kommunikationsmöglichkeit zwischen Blutraum und lymphoidem Gewebe bestehen. Die Behauptung mancher Autoren, dass die Sekundärknötchen von dem Blutraum durch einen kontinuierlichen Endothelbelag getrennt sind (dasselbe gilt natürlich auch für Lymphknötchen und Lymphsinus in Lymphdrüsen und Knötchen und Parenchym in der Milz), lässt sich dadurch erklären, dass die Untersucher die wahre Natur der Grenzschicht verkannten.[1])

Durch dieses Verhalten ist also die Möglichkeit gegeben, dass zellige Elemente, Leukozyten sowohl wie rote Blutkörperchen, ohne weiteres aus dem lymphoiden Gewebe in die Bluträume und umgekehrt aus diesen in jenes gelangen können.

[1]) Weiteres über diese Frage s. S. 47.

d) Blut- und Lymphgefässe.

Wie ich schon in den einleitenden Worten hervorgehoben habe, wird der positive Nachweis, dass die Drüsen in Wirklichkeit besondere Organe sind, erst durch die Art der Gefässversorgung erbracht werden können, wenn auch schon manche Eigentümlichkeiten des Baues in dem gleichen Sinne sprachen und eine grössere Anlehnung an die Milz als an typische Lymphdrüsen vermuten lassen. Was in dieser Hinsicht der makroskopischen Beobachtung zugänglich ist, wurde bereits oben auseinandergesetzt, es bliebe also noch die Gefässverzweigung innerhalb der Organe und ihr besonderer Bau zu erörtern.

1. Blutgefässe.

An der als Hilus bezeichneten Stelle (Fig. 3) tritt eine Arterie (a) in die Drüse ein, eine Vene (v) aus; während die verhältnismässig kleine Arterie alle drei charakteristischen Wandschichten erkennen lässt, stellt die ausserordentlich weite Vene nur ein dünnwandiges Rohr dar mit deutlichem Endothelbelag ohne ausgesprochene Muskularis und Adventitia; an deren Stelle ist ein umhüllendes Gewebe getreten, das in seinem Bau mit der Drüsenkapsel übereinstimmt und demnach aus Muskelzellen, fibrillärem und elastischem Bindegewebe jedoch ohne bestimmte Anordnung besteht; diese Umhüllung des Endothelrohres kann somit direkt als Fortsetzung der Kapsel aufgefasst werden (Fig. 3), in die auch die Arterie eingeschlossen wird. Sowohl Arterie als Vene geben am Hilus kleinere Zweige ab, die in der Kapsel weiter verlaufen (v'), um schliesslich nach zahlreicher Verzweigung innerhalb derselben in ihren Endästen, in Fortsetzungen des Kapselgewebes eingeschlossen, den Blutraum zu durchsetzen und zu dem lymphoiden Gewebe zu gelangen. Figur 1 gibt ein Bild von der arteriellen Verzweigung, man erkennt daran sehr deutlich, wie die kleinen Äste um die als die durchscheinenden Vorwölbungen des lymphoiden Gewebes erkannten helleren Flecken Netze artig bilden, von denen feine Zweige abgehen, die die ins Drüseninnere eindringenden und gleichfalls durchschimmernden Äste darstellen. Viel weniger ist das venöse Netz entwickelt (Fig. 2); die in die Hilusvene einmündenden Äste verlaufen nur auf kurze Strecken in der Kapsel, um dann, gleichfalls von Fortsetzungen der Kapsel begleitet, zu der lymphoiden Zellmasse zu

gelangen; kleinere Venen können sich auch schon ausserhalb des Hilus von der Hauptvene abzweigen und dann, erst eine Strecke weit von Fett eingehüllt, auf der Drüsenoberfläche verlaufen.

Noch innerhalb des Hilusgebietes zerfällt die Arterie in mehrere (3—4) kleinere Äste, die in der Hauptsache dem Zentrum der Drüse zustreben; den Teilungen entsprechend wird auch die von der Kapsel dem Hauptgefäss mitgegebene Umhüllung verringert. Auch die Vene rückt mehr in den zentralen Teil des Organs, wo sie einen weiten Raum darstellt (Fig. 4, 12). Das weitere Verhalten der Gefässe soll nun gesondert betrachtet werden.

α) Arterien.

Im allgemeinen bieten die Arterien wenig besonderes. Mit den Verzweigungen des zentralen Venenraumes zunächst noch in die gemeinsame Umhüllung eingeschlossen (Fig. 12 a) zerfallen sie in eine grosse Zahl kleinerer Zweige, die sich allmählich von den Venen und der bindegewebigen Hülle befreien und in dem lymphoiden Gewebe weiter verlaufen (Fig. 13 a); unter fortgesetzter Teilung gehen sie in Kapillargefässe über, die untereinander Anastomosen bilden können (Fig. 14 ac). In Bezug auf den Bau ihrer Wand gleichen diese durchaus den Kapillaren der Milz, wie sie vor allem in den Milzknötchen angetroffen werden. Ein Endothelrohr aus langen spindelförmigen Zellen mit mehr oder weniger weit in das Lumen vorspringenden Kernen wird von einer ziemlich dicken adventitiellen Scheide umhüllt, die ganz charakteristische längliche chromatinarme Kerne enthält und überall mit dem Retikulum des lymphoiden Gewebes in Verbindung steht (Fig. 14 und 21—24 ac).

Was den Verlauf der Arterien angeht, so fällt auf, dass sie alle von der Eintrittsstelle radiär nach der Peripherie zustreben. Stärkere Äste ziehen dabei in dem zwischen den Sekundärknötchen liegenden Gewebe hin (Fig. 10 a) und geben an diese kleinere schon mehr nach dem Typus der Kapillaren gebaute Äste ab, die in eine grosse Zahl feiner, verhältnismässig starkwandiger und Anostomosen bildender Zweige zerfallen und vom Zentrum des Knötchens aus nach der Peripherie desselben verlaufen (ac). Ein deutlich ausgebildetes, das Knötchen durchsetzendes grosses Gefäss, wie es für die Milz charakteristisch ist, fehlt, ebenso vermisst man, hier in Übereinstimmung mit diesem Organ, irgend einen venösen Gefässraum.

Um zu verstehen, wohin diese arteriellen Gefässenden ihren Inhalt ergiessen, ist es nötig, zunächst die Anordnung der venösen Bahnen kennen zu lernen.

β) Venen.

Die nach dem Zentrum der Drüse verlaufende Hauptvene (Fig. 4 v) wird noch allseitig von dem sie vom Hilus her begleitenden Balkenwerk umschlossen, das auf die grossen Äste (Fig. 12 bv rechts) noch in der Weise übergeht, dass es ihnen mehr an einer Seite anliegt. Glatte Muskelzellen und elastische Fasern werden konstant in ihm angetroffen. Diese Venen lassen sich als Balkenvenen bezeichnen. Sie gehen weiter in unregelmässige sinusartige Räume über, die das lymphoide Gewebe durchsetzen (Fig. 12 vl) und dabei sehr häufig in der Weise angeordnet sind, dass sie an der Grenze dieses Gewebes gegen die Bluträume verlaufen und dadurch einen schmalen Saum desselben abheben. Ich habe jene Räume als Venenlakunen bezeichnet (02 a). Es hat sich aber im Verlaufe der weiteren Untersuchung herausgestellt, dass diese Anordnung nicht ausschliesslich vorkommt, sondern dass die Verzweigungen auch mitten im lymphoiden Gewebe verlaufen können (Fig. 13 vl); die Venenlakunen lassen keinerlei bestimmten Modus der Verästelung erkennen, sie kommunizieren untereinander und bieten auch in ihren Kaliberverhältnissen keinen konstanten Befund, sie sind bald weit, bald eng; im allgemeinen sind sie in der Nähe der Vereinigung zur Balkenvene am weitesten. Gelegentlich habe ich beobachtet, dass eine solche Lakune, die dann einen weiten, im lymphoiden Gewebe gelegenen Raum darstellt, direkt sich in eine in der Kapsel verlaufende Vene fortsetzt (Fig. 15 vl), wobei der periphere Blutraum (s) von der Lakune durchsetzt wird, ohne dass diese vorher in eine Balkenvene überginge, d. h. das Verbindungssütck zwischen Lakune und Kapselvene entbehrt jeder Wandverstärkung von seiten der Kapselelemente. Fig. 16 zeigt diese Stelle entsprechend der auf Fig. 15 umzogenen Partie bei stärkerer Vergrösserung. Die Scheidewand zwischen Blutraum (s) und Lakune (vl) besteht aus vereinzelten Fasern, die in solche der Kapsel (c) übergehen; sie wird durchsetzt von spärlichen Leukozyten (l') neben denen sich aber in ungleich reichlicher Menge rote Blutkörperchen (e) finden, die nach der Kapselvene zu in immer grösserer Menge in das Veneninnere gelangen.

Was den Bau der Venenwände angeht, so habe ich für die Balkenvenen bereits hervorgehoben, dass diese in das Balkengewebe eingegrabene Kanäle sind, die einen einfachen Endothelbelag aufweisen; wo sie in die eigentlichen Venenlakunen übergehen, besteht ihre Grenzwand gegen die Blutsinus (Fig. 12 vl) nur aus einem schmalen Saume lymphoiden Gewebes, der keine regelmässige Endothelauskleidung nach der Lakune hin zeigt. An einzelnen Stellen verdünnt sich diese Wand immer mehr und lässt dann deutliche Lücken erkennen, durch welche eine Kommunikation zwischen Venenlakunen und Blutraum hergestellt wird. Ich habe in Fig. 17 eine derartige Stelle wiedergegeben, die deutlich eine solche Lücke erkennen lässt (bei*).

Was den Inhalt der Vene engeht, so ist man davon überrascht, sie oft fast leer zu finden: häufig finden sich geronnene Massen, wie z. B. auch in der Venenlakune (vl) von Fig. 15. Reichlich vertreten sind Leukozyten und die Zahl der roten Blutkörperchen unterliegt recht beträchtlichen Schwankungen; in den Venenlakunen werden diese oft ganz vermisst, während Leukozyten fast das ganze Lumen erfüllen können (Fig. 18 vl).

γ) Die Blutstrassen des lymphoiden Gewebes und die Verbindungsweise zwischen Arterien und Venen.

Die Venenlakunen geben allenthalben in das lymphoide Gewebe kleine Zweige ab, die als schmale Kanäle zwischen den Leukozytenhaufen verlaufen (Fig. 12, 13 a, 18 bs); während anfangs noch eine schärfere Wandbegrenzung zu erkennen ist, wird diese allmählich immer undeutlicher, ihre Fortsetzung ist dann nur noch als hellere Strasse in dem lymphoiden Gewebe zu erkennen, bis auch diese letzte Spur eines kanalisierten Gebildes schwindet. Ein Zusammenhang mit einer der oben geschilderten arteriellen Kapillaren ist so nicht nachweisbar. Aufschluss über den komplizierten Weg, den der Blutstrom einschlägt, um von den Arterien in die Venen zu gelangen, ist nur auf dem Wege der Gefässinjektion zu erhalten, deren Ergebnisse ich nunmehr besprechen will.

1. Ergebnisse der Veneninjektion.

Wie ich S. 15 u. 20 auseinandergesetzt habe, gelingt es unschwer die Drüsen von der Vene aus zu injizieren, man sticht in eine

grössere Drüse ein, die Masse fliesst dann durch deren Vene ab und gelangt durch die Venen-Anastomosen in die Vene einer benachbarten Drüse, gleichzeitig fliesst die Masse aus den freien Gefässenden ab, die sich überall in dem ausgeschnittenen Fettstück (vergl. Untersuchungsmethoden) finden. Man erzielt so eine äusserst schonende Injektion, da diese ausschliesslich auf indirektem Wege vor sich gegangen ist. Fig. 4 stellt einen Schnitt durch eine so behandelte Drüse dar, die Vene und die Balkenvenen sind injiziert (v und bv) und von da aus haben sich auch die Venenlakunen gefüllt (vl). Verfolgt man die Injektionsmasse von da aus weiter, so sieht man sie sich allmählich im lymphoiden Gewebe verlieren. Die Fig. 4 lässt das schon bei schwacher Vergrösserung an zahlreichen Stellen erkennen. Eine gute Übersicht über diese Verhältnisse bietet Fig. 19. Die Injektionsflüssigkeit (wässerige Berliner Blau-Lösung) dringt von der Vene (v) aus gegen das lymphoide Gewebe (l) vor, eine Absetzung des Venenlumens gegen dessen Leukozyten ist aber an keiner Stelle zu erkennen, die injizierte Lösung bahnt sich einfach zwischen den einzelnen Zellen einen Weg. Man erkennt zahlreiche in das Gefäss schon eingeschwemmte weisse Blutkörperchen (l^1). Während das Gefäss eine deutliche Wand gegen den Blutsinus zeigt, der übrigens hier von dem lymphoiden Gewebe scharf abgegrenzt ist, fehlt die Endothelauskleidung nach dem lymphoiden Gewebe hin vollständig, die Vene entspringt gewissermassen aus diesem und seine Zellen werden ohne weiteres in das offene Gefässlumen befördert.

Ein anderes Bild zeigt Fig. 20; es stellt drei aufeinanderfolgende Schnitte dar, der dünne Seitenzweig (Blutstrasse) einer Venenlakune (bs) verliert sich in dem lymphoiden Gewebe; besonders deutlich ist in I das Eindringen der Injektionsflüssigkeit zu erkennen und der Mangel irgend welcher schärferen Abgrenzung in der Verlängerung von bs; dass es sich hierbei nicht etwa um Tangentialschnitte handelt, geht schon daraus hervor, dass die Schnittdicke 7,5 μ beträgt; bei III scheint bs allerdings wieder in einen schärfer abgegrenzten Raum zu münden, der aber, wie die weitere Verfolgung der Serie lehrt, kein Venenraum ist, sondern ein Blutsinus im lymphoiden Gewebe. Mit Hilfe der Veneninjektion lässt sich also konstatieren, dass aus der Vene in das lymphoide Gewebe Kanäle führen, die mit Verlust ihrer

Wandung sich in dem lymphoiden Gewebe verlieren, die venösen Bahnen sind dessen Ableitungskanäle.

2. Ergebnisse der Arterieninjektion.

Hat man in der S. 16 geschilderten Weise die Drüse injiziert, so zeigen sich nicht nur sämtliche arteriellen Bahnen mit der Injektionsflüssigkeit gefüllt, sondern auch die venösen. Der Weg, auf dem dies geschieht, ist ein doppelter. Zunächst besteht zweifelsohne eine direkte Verbindung zwischen arteriellen Kapillaren und Venenlakunen. Ich habe dies in Fig. 21 wiedergegeben. Die arterielle Kapillare (ac), deren Natur aus dem Bau ihrer Wand und aus der Möglichkeit, sie auf den Serienschnitten weiter zu verfolgen, klar hervorgeht, mündet direkt in eine Venenlakune (vl) ein, deren Natur nach der oben gegebenen Beschreibung nicht zweifelhaft sein kann. Es ist von Interesse, dass die Einmündung in einem spitzen Winkel geschieht, genau so, wie ich es für Milz (01 a) beschrieben, und auf Taf. XV, Fig. 28 wiedergegeben habe. Die zweite Art der Verbinduug zwischen arteriellen und venösen Bahnen geschieht durch Vermittlung des lymphoiden Gewebes. Die arterielle Kapillare geht in das lymphoide Gewebe über; Fig. 22 zeigt deutlich dieses Verhalten. In I gelangt die Injektionsmasse aus der Kapillare (ac) in die Maschen jenes Gewebes und verteilt sich zwischen den in ihnen liegenden Leukozyten; der folgende Schnitt II lässt erkennen, dass sich es hierbei nicht etwa um einen Tangentialschnitt durch die Wand eines grösseren Gefässes handeln kann, in das die Kapillare einmünden würde. Sehr schön zeigt auch Fig. 14 gleich an zwei Stellen die Einmündung von Kapillaren in jene Maschenräume. Fig. 23 und 24 lässt dasselbe Verhalten erkennen; überall sieht man die Kapillaren in das lymphoide Gewebe übergehen. Tangentialschnitte sind mit Sicherheit auszuschliessen, da jeder Schnitt eine Dicke von 7,5 μ besitzt und ausserdem die Verfolgung der Serie möglich ist. Ich kann demnach mit Bestimmtheit behaupten, dass arterielle Kapillaren sich in das lymphoide Gewebe öffnen. Andererseits habe ich oben gezeigt, dass von da aus auch Wege in die venösen Gefässe führen, zwischen Arterien und Venen ist also lymphoides Gewebe eingeschaltet, durch das das Blut seinen Weg nehmen muss, um von dem einen Gefäss in die anderen zu gelangen. Wie diese „intermediäre" Bahn aufzufassen ist, davon später.

δ) Die Bluträume und ihre Beziehung zu Arterien und Venen.

Eine Reihe früherer Untersucher haben die Behauptung aufgestellt, dass die Bluträume sich direkt in Venen fortsetzen würden und Lewis (02) hat auch einen derartigen Fall in Fig. 5, Taf. I wiedergegeben. Diese Abbildung bezieht sich auf die Drüsen der Ratte, von denen ich mit Bestimmtheit behaupten kann, dass ein solcher Übergang nicht existiert. Zweifelsohne handelt es sich in dem von Lewis wiedergegebenen Fall um ein Lymphgefäss und nicht um eine Vene.

Ich selbst hatte Gelegenheit, Schnitte durch Drüsen einer winterschlafenden Fledermaus (Vespertilio murinus) zu durchmustern und habe hier allerdings gesehen, dass die Bluträume sich in venenähnliche Räume fortsetzen; über deren wahre Natur konnte ich an jenen Präparaten aber nicht recht ins Klare kommen, da mir keine Serienschnitte zur Verfügung standen und Injektionen bis jetzt misslangen. Jedenfalls setzen sich in den Drüsen des Schafes die Bluträume nicht direkt in die Venen fort; dagegen bestehen zahlreiche indirekte Verbindungen mit ihnen. Ich habe bereits S. 30 darauf hingewiesen, dass die Wand der Venenlakunen ab und zu durchbrochen ist (Fig. 17) und dass dann durch derartige Lücken eine Kommunikation zwischen Veneninnerem und Blutraum vermittelt wird (bei *). Die Injektion von der Vene aus bestätigt dieses Ergebnis. Hat man die Injektion auf dem oben S. 15 u. 20 geschilderten indirekten Wege vorgenommen, wobei es sich um das denkbar schonendste Verfahren handelt, so sieht man an zahlreichen Stellen (Fig. 4i) die Injektionsmasse innerhalb der Bluträume liegen. Bei stärkerer Vergrösserung lassen sich deutlich die Austrittsstellen der Masse erkennen (Fig. 25). Aus der Venenlakune (vl) führen zahlreiche Lücken (bei *) durch deren Wand in den Blutraum hinein, durch die die Masse ihren Weg genommen hat; ein Vergleich mit Fig. 17 ergibt die Identität der beiden Bilder. Nun könnte man ja den Einwand erheben, dass es sich in Fig. 17 um eine Zerreissung, also ein Kunstprodukt, handelt, in letzterem Fall (Fig. 25) um eine durch den Injektionsdruck erzeugte Durchbrechung der Wand. Gegen ersteres spricht, dass der Schnitt bei einer Dicke von 5 μ durchaus tadellos ist und keine Spur einer Zerreissung zeigt.

ferner dass man deutlich durch die roten Blutkörperchen den Weg bezeichnet sieht und endlich, dass sich solche Stellen in grosser Zahl finden. Gegen die Annahme, dass es sich bei der Injektion um ein Artefakt handelt, spricht zunächst die völlige Übereinstimmung der Austrittsstellen mit den an nicht injizierten Präparaten gefundenen, zweitens das Injektionsverfahren, durch das die Füllung der Drüse bei geöffneten Gefässen und auf indirektem Wege erreicht wurde. Es besteht also eine Verbindung zwischen Blutraum und Venenlakune durch Lücken in der Venenwand. Nur finden sich derartige Wanddurchbrechungen keineswegs überall; so fehlen sie z. B. in Fig. 19 und 21, wofür die Erklärung noch gegeben werden wird. Dagegen zeigt Fig. 15 und 16 worauf ich schon aufmerksam machte, in welchem Maasse unter Umständen die Wand durchgängig sein kann; ungeheuere Mengen von roten Blutkörperchen (e) durchsetzen das Grenzgewebe zwischen Veneninnerem und Blutraum und gerade bei * gelangen sie in grosser Anzahl in das Gefäss hinein.

Was nun die Verbindung des Blutraumes mit den Arterien angeht, so habe ich auf Grund der Injektionspräparate eine direkte Einmündung von Kapillaren in die Räume bis jetzt nicht feststellen können. Dabei ist allerdings zu bemerken, dass die arterielle Injektion sehr schwierig ist und nur selten gut gelingt. Lewis hat auch hier eine derartige direkte Verbindung in Fig. 5, Taf. I in der Rattendrüse wiedergegeben; ich habe ähnliche Bilder dort genug gesehen und mich durch sie auch verleiten lassen, in meiner ersten Mitteilung (01 b) über die Drüsen die direkte Einmündung zu behaupten; ich habe mich aber bald überzeugt, dass diese feinsten arterienähnlichen Gefässe nur feine Verbindungszweige zwischen den Bluträumen sind. Zwar habe ich auch bei arterieller Injektion der Schafdrüse Injektionsmasse in den Bluträumen gefunden, allein diese ist auf indirektem Wege und zwar durch das lymphoide Gewebe hineingelangt, die Würdigung dieser Befunde wird weiter unten folgen.

2. Lymphgefässe.

Das Hauptcharakteristikum der Blutlymphdrüsen des Schafes ist das vollständige Fehlen von Lymphgefässen. Bei der Beschreibung des Habitus der Drüsen habe ich bereits darauf hingewiesen, dass sie sich ausserordentlich leicht aus dem umgebenden Fett-

gewebe herausschälen lassen, und dass ihre Oberfläche vollständig glatt ist: nur an einer Stelle, dem Hilus, hängt das Organ fester mit der Umgebung zusammen, es ist das die Stelle, wo die Gefässe sich finden. Bei grösseren Drüsen macht es keine besondere Schwierigkeit, diese Gefässe zu isolieren und auf ihre Natur zu prüfen: gewöhnlich hat man es mit einer Arterie und einer Vene zu tun, wie das schon S. 19 beschrieben wurde. Weder hier noch sonst wo an der Oberfläche sieht man andere Gefässe zu der Drüse herantreten. Zerlegt man die Drüse in Serienschnitte und verfolgt die sichtbaren Gefässe, so kann man nur ihren Zusammenhang mit dem Hilusgefäss feststellen, von Lymphgefässen findet sich keine Spur. Bei gewöhnlichen Lymphdrüsen gelingt es bekanntlich leicht, die Lympfgefässe nachzuweisen; man macht eine Einstichinjektion in eine Drüse, die Injektionsflüssigkeit läuft dann durch die Vasa efferentia ab, und füllt durch die Vasa afferentia das Lymphsystem der Nachbardrüsen. Nun habe ich bereits mehrmals geschildert, dass dieses Verfahren auch bei den Blutlymphdrüsen zu einem Resultat führt, aber dabei fliesst die Masse durch die Vene ab und gelangt auf dem gleichen Wege, also gleichfalls durch die Vene, in die Nachbardrüsen. Nun könnte man den Einwand erheben, dass vielleicht gerade das von mir als Vene bezeichnete Gefäss ein Lymphgefäss sei. Dagegen spricht nun alles; erstens würden dann die Drüsen ableitende Lymphgefässe besitzen und keine Venen, weil das fragliche Gefäss das einzige ist, das die Drüse verlässt; zweitens aber lässt sich ohne weiteres nachweisen, dass es schliesslich in eine der Hauptvenen (Vena cafa inf. oder V. iliaca comm.) einmündet, von eben da ist auch leicht eine direkte Injektion möglich. Nach all dem kann mit absoluter Bestimmtheit gesagt werden, dass die Lymphgefässe, sowohl zu- wie ableitende, fehlen. Ich lege Wert darauf, zu betonen, dass ich zuerst (01 b, 02 a) diesen Nachweis auch auf dem Wege der Injektion erbracht habe.

Die Blutzirkulation und der Charakter der Blutwege.

Fassen wir nun aus der bisherigen Beschreibung das über die Gefässe Gesagte zusammen, so würde sich folgendes Bild ergeben:

Das Blut gelangt durch die Arterien in feine Kapillaren mit starker Adventitia (arterielle Kapillaren) und von da entweder

direkt in das venöse System, oder aber es fliesst in die Maschen des lymphoiden Gewebes. In dem gleichen lymphoiden Gewebe liegen aber auch die Anfänge des venösen Systems, die dort als schmale Strassen beginnen und in den grösseren Venenlakunen sich sammeln. Die Bluträume stehen mit dem Gefässsystem nur in indirekter Verbindung; die roten Blutkörperchen gelangen erst durch die Maschen des lymphoiden Gewebes in sie hinein und können durch die Lücken der Venenwände aus ihnen wieder herausgeschwemmt werden. Vollständige Klarheit über diese komplizierten Zirkulationsverhältnisse erhalten wir, wenn wir dem Wesen des zwischen Arterien und Venen eingeschalteten lymphoiden Gewebes etwas nachgehen. Ich habe bei seiner Schilderung S. 24 darauf hingewiesen, dass es aus einem Retikulum besteht, in dessen mehr oder weniger weiten Maschen sich Leukozyten, aber auch mindestens gerade soviele, wenn nicht mehr rote Blutkörperchen finden; dieses Retikulum ist nun nicht gleichmässig ausgebildet, seine Fasern sind von sehr wechselnder Stärke und fast überall findet man solche von ziemlich starkem Kaliber, wie ein Blick auf die Fig. 9, 20, 22 und 24 lehrt. Gehen wir nun von dem Bild aus, das auf Fig. 24 wiedergegeben ist! Die arteriellen Kapillaren (ac) verlieren sich hier in einen Abschnitt des lymphoiden Gewebes, der durch solche stärkere Fasern (f) wie abgegrenzt erscheint; das gleiche Bild bietet Fig. 22 II; auch hier scheint bei f eine solche Abgrenzung des übrigen lymphoiden Gewebes gegen das von der Injektionsmasse überschwemmte zu bestehen. Man könnte nun daran denken, dass diese Fasern wirklich Durchschnitte durch Gefässwände wären, dass also z. B. in Fig. 24 die arteriellen Kapillaren sich in ein richtiges mit vollständig geschlossenen Wandungen versehenes Gefäss ergiessen würden. In Wirklichkeit ist aber diese Deutung unmöglich, da die folgenden und vorhergehenden Schnitte der Serie (vergl. auch Fig. 20 und 22) erkennen lassen, dass wir hier kein derartiges Gefäss vor uns haben — dass es sich um keine Tangentialschnitte handeln kann, wurde schon S. 31 u. f. erörtert. — Trotzdem macht das Ganze den Eindruck eines teilweise begrenzten Raumes, der aber nach allen Seiten mit dem umgebenden lymphoiden Gewebe in Verbindung steht.

Eine Erklärung für die Verhältnisse bieten uns die Gefässe der Blutlymphdrüsen der Ratte. Macht man einen Schnitt durch

diese Organe (Fig. 26), so fallen im lymphoiden Gewebe (l) Quer- und Längsschnitte von Kanälen auf (bs), deren Wand einen sehr merkwürdigen Bau zeigt. Diese Kanäle sind zwischen die eigentlichen Venen und die Arterien eingeschaltet. Verfolgt man die in die Drüse eintretende Arterie, so sieht man sie bald in kleinere Äste zerfallen, die allmählich in Kapillaren übergehen, deren Wand durch adventitielles Gewebe verstärkt wird (Fig. 27 ac); andererseits besteht die Wand der Vene aus einer einfachen Endothellage, die gegen das anstossende lymphoide Gewebe allseitig durch stärkere Faserzüge abgegrenzt wird (Fig. 28 v). Diese Venenwand erleidet aber allmählich eine auffallende Umformung, die Endothelzellen werden hoch, der Belag mehrschichtig und die Abgrenzung gegen das umgebende Gewebe dadurch verwischt, dass die abgrenzenden Fasern spärlicher werden. Fig. 29 gibt einen derartigen Kanal im Querschnitt wieder. Dass man es hier wirklich mit einem Gefäss zu tun hat, geht aus den im Lumen liegenden roten und weissen Blutkörperchen hervor, und aus dem Zusammenhang mit Venen und Arterien. Ausser den Endothelzellen (en) enthält die Wand zahlreiche Leukozyten (l'), die im Durchtritt begriffen sind. Noch viel merkwürdiger als auf einem Querschnitt sehen diese Kanäle auf einem Tangentialschnitt aus (Fig. 30); an zwei Stellen (lu) ist hier das Lumen getroffen, das rote und weisse Blutkörperchen enthält; dazwischen zeigt sich die Wand im Flachschnitt, sie besteht aus Zellen mit grossen, länglichen und chromatinarmen Kernen (en) mit dazwischen gelagerten Leukozyten (l'); von dem umgebenden lymphoiden Gewebe (l) ist der Kanal nur durch vereinzelte stärkere Fasern (f) geschieden, die aber keine zusammenhängende Lage bilden. Solche Tangentialschnitte trifft man nun sehr häufig auch bei grösserer Schnittdicke; an den hier wiedergegebenen Präparaten beträgt sie 7,5 μ; schon daraus lässt sich auf eine beträchtliche Stärke der Kanalwände schliessen. In Fig. 28 sieht man nun auch, wie die Vene allmählich in diese Kanäle (bs) übergeht; dabei bleibt die Kaliberstärke unverändert, die Wandverdickung geschieht fast ausschliesslich auf Kosten des Lumens (Fig. 29), sodass es den Anschein hat, als würde sich die Vene in einen soliden Zellstrang fortsetzen. In diese Kanäle münden nun die arteriellen Kapillaren ein und zwar in einem spitzen Winkel, wie ich das in Fig. 27 wiedergegeben habe.

Es ergibt sich also, dass hier zwischen arteriellem und venösem System Kanäle eingeschaltet sind, deren Wand aus einem hohen und mehrschichtigen Endothel besteht; die Wand ist von dem umgebenden lymphoiden Gewebe nur durch vereinzelte stärkere Fasern abgegrenzt und wird von zahlreichen Leukozyten durchsetzt, die auf diesem Wege in das zur Wanddicke verhältnismässig enge Lumen gelangen.

Interessant ist nun und für das Verständnis dieser Gefässbildung ausserordentlich wichtig, dass wir in demjenigen Organ, das den Blutlymphdrüsen auch sonst im Bau am nächsten steht, nämlich in der Milz, ganz ähnliche Bilder finden. Es sind das die Schweigger-Seidel'schen Kapillarhülsen, die, wie ich nachweisen konnte (01a), sich auch konstant beim Menschen finden, allerdings nur in einem sehr rudimentären Zustande, während sie bei manchen Tieren eine ausserordentlich starke Ausbildung erfahren. Die Hülsen stellen in dem letzteren Falle spindelförmige Wandauftreibungen des Gefässabschnittes dar, der zwischen den Pulpaarterien und den arteriellen Kapillaren eingeschaltet ist. In Fig. 31 gebe ich eine Hülse, wie sie sich beim Igel findet, wieder. Das Charakteristische ist die starke Verdickung der Wand und die damit Hand in Hand gehende Verengerung des Lumens, ihre physiologische Bedeutung sehe ich darin (01a S. 308 u. f), dass sie den arteriellen Blutstrom zu regulieren haben, insofern ihre starre dicke Wand und das enge Lumen nur wenige Blutkörperchen und immer eines hinter dem anderen durchpassieren lassen, wodurch eine allzu rasche Überschwemmung der Milzsinus und des Parenchyms vermieden und für diese Gewebe ein stetiger und gleichmässiger Blutzufluss geschaffen wird. Hinsichtlich ihrer morphologischen Bewertung vertrat ich die Ansicht, dass die Hülsenzellen als besonders differenzierte Endothelzellen aufzufassen wären, die der inneren Faserhaut grösserer Arterien entsprächen; dafür sprach die Ähnlicheit der Kerne der Hülsenzellen mit den Endothelzellen, abgesehen von der Grössendifferenz (vgl. Fig. 31). Die besondere Differenzierung besteht in der Ausbildung feinster Fäserchen in den Zellen, die zu einer Art Syncytium verschmelzen. Nun ist bekannt und von allen Autoren übereinstimmend bestätigt, dass einerseits zwischen den Hülsenzellen sich Lücken finden, in denen rote oder weisse Blutkörperchen liegen — in Fig. 31 ist an einer Stelle (e) ein

rotes Blutkörperchen zu erkennen, — und dass andererseits die Abgrenzung der Hülse gegen das umgebende Gewebe nur durch eine dichtere Anordnung von Fasern markiert ist, von denen reichliche Fäden in das Retikulum des Milzparenchyms übergehen; es findet also ein Durchtreten von Blutelementen statt, vom Parenchym zum Lumen oder umgekehrt, wenn es sich hierbei auch nicht um einen regulären Verbindungsweg handelt.

Vergleicht man nun mit diesen Kapillarhülsen die vorhin bei den Blutlymphdrüssen beschriebenen Bildungen, so wird man unschwer erkennen, dass wir es hierbei mit durchaus gleichwertigen Elementen zu tun haben; es führt gewissermassen ein Weg von den Blutstrassen des lymphoiden Gewebes der Schafdrüsen über jene Blutkanäle in den Rattendrüsen zu den Kapillarhülsen der Milz. Diese letzteren sind am meisten differenziert, die Wandelemente haben sich zu einer Art Syncytium zusammengeschlossen und feinste Fäserchen in ihrem Innern ausgebildet, das Lumen ist vollständig von einer Endothelhaut ausgekleidet und die Abgrenzung von dem umgebenden Gewebe ist eine ziemlich scharfe, aber die Hülse wird doch von Blutelementen als Passage benutzt. Die Kanäle der Ratte zeigen noch einen primitiveren Zustand; eine Sonderung zwischen den das Lumen unmittelbar begrenzenden und den übrigen Wandzellen ist noch nicht eingetreten, wir finden hier nur einen hohen mehrschichtigen Endothelbelag, die Abgrenzung gegen das umgebende Gewebe ist zwar angedeutet, aber keine so scharfe mehr; Blutelemente treten reichlich durch die Wand hindurch. Den am wenigsten differenzierten Zustand zeigen die Blutstrassen des lymphoiden Gewebes der Schafdrüsen, es sind das einfache Bahnen innerhalb der Zellmassen, ohne Abgrenzung von dem umgebenden Gewebe. (Vergl. Fig. 24, 28—31); der wesentlichste Unterschied besteht aber darin, dass die Hülsenarterien und die Blutkanäle konstante, permanente Bildungen sind, während die Blutstrassen nur temporäre Natur besitzen.

Ich habe nämlich bereits darauf hingewiesen, dass im lymphoiden Gewebe hie und da stärker ausgebildete Faserzüge vorhanden sind, die keine besonderen Beziehungen zu Gefässen erkennen lassen; macht man nun Injektionen, so zeigt sich häufig, aber nicht stets, eine derartige Beziehung, wie sie in der Blut-

strasse zum Ausdruck kommt. Nun ist aber noch ein Umstand zu berücksichtigen, das ist der auffallende Reichtum derartiger Blutstrassen an lymphoiden Zellelementen, an Leukzoyten, an denen auch das venöse System ausserordentlich reich ist. Bei Besprechung der Fig. 19, auf die ich in diesem Zusammenhang nochmals hinweisen möchte, habe ich das bereits betont, ich habe ferner schon hervorgehoben, dass die Venen oft auffallend leer sind, im Gegensatz zu dem sonst Bekannten, und dass man die Blutsinus und das lymphoide Gewebe stets vollgepropft mit roten Blutkörperchen findet, letzteres oft so (cf. Fig. 9), dass sie an Zahl die weissen übertreffen. Aus all dem geht hervor, dass das Blut aus den arteriellen Kapillaren in die Maschen des lymphoiden Gewebes gelangt, (abgesehen von der direkten Einmündung in das venöse System) und dort durchsickernd sich einen Weg bahnt, der es entweder in die Bluträume führt, was die Regel ist, oder aber in die Venen ableitet. Diese Ableitung der roten Blutkörperchen ist aber nicht die Hauptaufgabe der Venen, vornehmlich dienen sie dazu, die in den Drüsen gebildeten Leukozyten in den Kreislauf zu bringen. Wie ich in meiner ersten Mitteilung (01b) schon auseinandersetzte, sind die roten Blutkörperchen, die in die Drüse gelangen, dem Untergang geweiht, sie werden in den Maschen des lymphoiden Gewebes und in dem der Bluträume zurückgehalten und in der gleichfalls dort geschilderten Weise zerstört; für sie dienen die Venen nur dann als Ableitung, wenn jene Räume so vollgepropft sind, dass sie keine weiteren mehr aufnehmen können; dann tritt auch die direkte Verbindung zwischen Arterien und Venen kompensierend ein und ausserdem kann durch die Lücken der Venenwände ein Teil der Blutzellen aus den Räumen wieder in das venöse System abgegeben werden. Unter gewöhnlichen Verhältnissen sind die Bluträume strotzend gefüllt — die Drüse fühlt sich daher prall an, ihre Oberfläsche ist glänzend glatt und faltenlos —, der Weg durch das lymphoide Gewebe in die Bluträume ist der normale.

Es ist selbstverständlich, dass unter solchen Umständen eine Injektion, wenn sie wirklich schonend ausgeführt wird, niemals zu einer Überschwemmung des lymphoiden Gewebes und der Bluträume führen kann. Hier liegt stets dicht gedrängt Zelle an Zelle, weisse und rote Blutkörperchen, wie auf allen Abbildungen zu erkennen ist, so dass die Injektionsmasse nur lang-

sam und schwer sich ausbreiten kann; hat sie aber einmal sich einen Weg gebahnt, der ihr einen leichten Abfluss gestattet, also in einen dem venösen System angehörenden Raum, so fliesst sie sofort ab. Die Verhältnisse liegen hier demnach genau so, wie ich es bei der Milz (01 a) beschrieben habe, bei der auch das stets mit Zellen gefüllte Parenchym dem Vordringen einer Injektionsmasse einen grossen Widerstand entgegensetzt, die erst, nachdem ein Weg in die Milzsinus gebahnt ist, von dort frei abfliesst. Die Blutstrassen des lymphoiden Gewebes der Blutlymphdrüsen sind demnach erst durch das Blut selbst oder durch die dieses ersetzende Injektionsmasse gebahnte Maschenwege. Am besten kann man sich eine Vorstellung von ihrem Wesen machen, wenn man das ganze lymphoide Gewebe mit einem Schwamm vergleicht; das Gerüst des Schwammes ist das Retikulum, seine Poren die Maschenräume. Nun hat jeder Schwamm grössere Poren, die ihn oft in ganzer Ausdehnung durchsetzen, also richtige Kanäle bilden, nur besteht ihre Wand aus den Gerüstbalken des Schwammes, ist also überall durchbrochen und mit den umgebenden Poren in direkter Kommunikation. Man kann nun sehr leicht in einem Schwamm derartige Kanäle bilden, wenn man z. B. mit einem Finger in den Poren sich einen Weg bahnt. Genau so sind die Blutstrassen aufzufassen, sie sind durch den Blutstrom in bestimmter Richtung aneinandergereihte Maschenräume des Retikulums und stehen selbstverständlich überall mit den umgebenden Maschenräumen in Verbindung; die Abgrenzung gegen diese kann stärker hervortreten, wenn zu gleicher Zeit auch das sie begrenzende Retikulum in dieser Richtung ausgezogen wird, die Fasern mehr gestreckt und die Maschen dadurch enger werden (cf. Textfigur 1 und 2 S. 26).

Unter diesen Umständen kann die Zirkulation im lymphoiden Gewebe nur eine sehr langsame sein, von den Arterien werden in der Regel nur immer soviel rote Blutkörperchen nachgeschoben werden können, als in den Maschen- und Bluträumen Platz haben. Die Vene versieht die Rolle eines ableitenden Lymphgefässes, sie sammelt aus dem lymphoiden Gewebe die weissen Blutkörperchen in feinen Kanälen und in den Venenlakunen, gleichzeitig nimmt sie durch die direkten Verbindungsäste mit den Arterien und durch die Lücken der Wände die im Übermass vorhandenen roten Blutkörperchen auf; diese direkten Verbindungsbahnen dienen

also hier, genau so wie ich es für die Milz geschildert habe (01 a), als Entlastungswege für die Zirkulation.

Endothel- und Retikulumzellen.

Von einzelnen Untersuchern der Blutlymphdrüsen wird behauptet, dass die Maschen der Bluträume von einem Endothelbelag überzogen seien, das Blut also nicht in „wandungslosen“ Bahnen strömen würde; ja Lewis (02) geht soweit, dass er hier und ebenso bei der Milz diese Maschenräume als Kapillaren bezeichnet, und behauptet, es gäbe darum keine „offene“ Blutbahn. Ich werde bei der Besprechung der morphologischen Stellung der Drüsen auf diese Frage zurückzukommen haben und dort die falschen Vorstellungen, die über die „offene“ und die „geschlossene“ Blutbahn noch zu finden sind, näher betrachten. In diesem Abschnitt soll das Verhältnis der Endothel- zu den Retikulumzellen untersucht werden. In Fig. 7 habe ich eine charakteristische Stelle des Retikulums wiedergegeben, das die Bluträume durchsetzt; wie ich bereits S. 22 u. f. hervorgehoben habe, wird hier das Retikulum durch Fasern gebildet, diese Fasern sind teils grob, teils fein und zum weitaus grössten Teil in den Protoplasmaleib von Zellen eingebettet, deren Kerne besonders an den Knotenpunkten in grösserer Zahl beisammen liegen. Zu diesen Kernen verhalten sich die Fasern so, dass sie jene allseitig umspinnen, nur die gröbsten erscheinen manchmal mehr einseitig ausgebildet, sodass also der Kern ihnen anliegt, dabei zeigt aber der diesen Kern noch umschliessende Plasmaleib faserige Differenzierungen (cf. Fig. 7 en.). Zellen also, die dem faserigen Retikulum nur anliegen und mit ihrem Protoplasmaleib diese umscheiden, gibt es hier nicht. Anders liegen die Verhältnisse in den Bluträumen der Rattendrüse (Fig. 32); das Retikulum wird hier von verästelten Zellen gebildet (rf), deren Plasmaleib grösstenteils zu Fasern differenziert ist, die Kerne liegen entweder ganz oder fast nackt diesen Fasern an. Daneben finden sich grosse protoplasmareiche Zellen (ph), deren grosse chromatinarme Kerne den Charakter der Kerne von Bindegewebszellen haben und sich durchaus von den in den Maschen liegenden Leukozyten (l') unterscheiden. Diese Zellen verhalten sich zu den erst genannten Fasern derart, dass sie an diesen festhaften und aufzusitzen scheinen, die Fasern sind in den peripheren Teil ihres Plasmaleibes eingelassen (f'). Diese Zellen sind ausgesprochene Phagozyten, sie enthalten sowohl

ganze rote Blutkörperchen, als auch Reste von solchen in Form von Pigment-Körnern (e). In den gleichen Drüsen finden sich nun häufig auch noch eine dritte Art von Retikulum, es wird dies von grossen protoplasmatischen Elementen gebildet, die den eben geschilderten aufsitzenden Zellen ähnlich sind, aber mehr in Haufen beieinander liegen und so an Epithelien erinnern; fädige Differenzierungen finden sich in ihnen nicht. (Schuhmachers [97] Zwischengewebe.)

Vergleicht man nun diese drei Arten der Retikulumbildung mit einander, so findet man, dass das Retikulum entweder aus rein protoplasmatischen Zellen oder aus Fasern gebildet sein kann, im letzteren Falle sind aber stets die zu diesen Fasern gehörigen Zellen nachweisbar, sie liegen mit ihren Kernen entweder den Fasern an (Fig. 32 rf) oder aber sie sind in die Fasermassen selbst eingeschlossen (Fig. 7 n[1]). Für die Natur des Retikulums folgt daraus, dass es entweder rein zellig oder faserig sein kann. Dieses Ergebnis stimmt mit den in den letzten Jahren gewonnenen Erfahrungen vollständig überein, ich verweise hier auf die Arbeit Thomés (02), der eine vollständige Literaturübersicht bringt, und auf das v. Ebner'sche Handbuch der Gewebelehre des Menschen (02), (S. 700 und ff).

Nun erhebt sich aber die Frage, ist das Retikulum der Bluträume von einem Endothel überzogen? Bekanntlich vertraten erst Bizzozero (76) und Ranvier (75) die Ansicht, dass die Zellen, die nach der Entfernung der Leukozyten aus Schnitten lymphoider Organe zurückblieben, dem faserigen Retikulum nur anliegen würden, sodass man es mit einem richtigen Belag von Endothelzellen zu tun habe, die die Fasern nur umkleiden. Nehmen wir diese Ansicht als richtig an, dann ist es sehr schwer zu sagen, welches dann bei rein zelligem Retikulum die Endothelzellen sind. v. Ebner (02, S. 699) nimmt z. B. an, dass ein Endothel die Lymphsinus der Lymphdrüsen auskleidet; wo Bindegewebsbälkchen diese durchziehen, werden auch sie vom Endothel überzogen. „Dort, wo die Bindegewebsbälkchen sehr dünn sind", heisst es wörtlich, „entsteht dann leicht der Anschein, als ob ein reinzelliges Balkenwerk vorhanden wäre und es kommt auch sicher der Fall vor, dass die Lymphbahn nur ein Retikulum aus sternförmigen Zellen enthält." Die ersten Vertreter der faserigen Natur des Retikulums haben die Bindegewebsbälkchen und die

„anliegenden" Zellen, also die Endothelien, für verschiedene Elemente angesprochen; diese Ansicht lässt sich aber nicht mehr aufrecht erhalten, nachdem durch Thomé (02), Mall (02), Kling (04), Laguesse (04) nachgewiesen wurde, dass das späterhin faserige Retikulum ursprünglich rein protoplasmatisch war und dass die späterhin „anliegenden" Zellen nur der protoplasmatische Rest des nicht zu Fasern differenzierten Zellleibs darstellen; die „Gesamtzelle", um die Studnička'sche Bezeichnung zu gebrauchen, wäre demnach ein Teil des faserigen Retikulums plus „anliegende" Zelle. Das also, was als Endothelzelle bezeichnet wurde, gehört dem Retikulum an. Damit stimmt auch vollständig überein, dass manche Lymphbahnen nur zelliges Retikulum haben. Kann man dieses dann auch als Endothelien bezeichnen? Ich will an dieser Stelle die Frage nicht näher erörtern, ich lege hier nur Wert darauf zu konstatieren, dass zwischen Retikulum- und Endothelzellen kein Unterschied zu machen ist, beide sind durchaus gleichwertige Elemente. v. Ebner sagt darüber (S. 701): „Da die Retikulumzellen von den Zellen, die die Wände der eigentlichen Lymphbahn am adenoiden und Trabekulargewebe als Endothelzellen bekleiden, nicht wesentlich verschieden sind und mit denselben überall zusammenhängen, müssen sie wohl samt und sonders als Endothelzellen betrachtet werden". Dazu kommt, dass Kling (04, S. 603) den Nachweis führt, dass die Retikulumzellen Abkömmlinge des Lymphgefässendothels sind. Ich habe diese Frage der Beziehung zwischen Retikulum- und Endothelzellen schon in meiner vorläufigen Mitteilung (01b, S. 191) erörtert, trotzdem hat Helly[1]) in seinen Auseinandersetzungen mit mir immer wieder gegen mich ins Feld geführt, dass die Blutbahnen der Blutlymphdrüsen überall eine „endotheliale Auskleidung" hätten, „mithin von offenen Blutbahnen daselbst keine Rede sein könne" (02, S. 269). Inzwischen hat er eingesehen, dass mit dieser „endothelialen Auskleidung" in der Frage der Blutzirkulation nichts anzufangen ist, denn in seinem Referat

[1]) Nach den Auseinandersetzungen, die ich mit Helly hatte, hätte ich vorgezogen, mich in irgendwelche Erörterungen mit ihm nicht mehr einlassen zu müssen, da er aber neuerdings die Blutlymphdrüsenfrage in einem Referate behandelte und dadurch seinen Vorsatz nicht mehr mit mir zu diskutieren wieder aufgab, sehe ich mich genötigt, gleichfalls seine Ausführungen hier zu berücksichtigen.

über die „Hämolymphdrüsen“ (03 b), auf das ich noch zurückzukommen haben werde, gibt er zu, dass meine Angaben, die sich auf Retikulumzellen und Endothelien beziehen, richtig sind und keinen Zweifel zulassen. Ich habe mich damals folgendermassen ausgesprochen: Die Retikulumzellen besitzen die Fähigkeit, in ihrem Protoplasma feinste Fasern zu differenzieren, ohne aber von dieser Eigenschaft in allen Fällen Gebrauch zu machen; die ursprüngliche Zelle zeigt um den Kern allseitig ziemlich reichliche Mengen von Protoplasma; dieses kann feine Fortsätze bilden, die sich mit denen der Nachbarzellen in Verbindung setzen — es entsteht so ein Netzwerk, in dessen Knotenpunkt die Kerne mit dem nicht zu Fäden ausgezogenen Protoplasma liegen und dessen Maschen aus jenen protoplasmatischen Fäden bestehen. Kommt es dagegen zur Differenzierung von Fasern, so sind zwei Möglichkeiten vorhanden; entweder die Differenzierung findet allseitig in der Peripherie des Zellplasmas statt, dann entsteht das Bild, wie ich es von Retikulum der Bluträume wiedergegeben habe (Fig. 7); oder aber das Zellplasma der ursprünglichen Zelle häuft sich an einer Stelle an, sodass der Kern exzentrisch zu liegen kommt, und differenziert dort die Fasern — dann entsteht ein faseriges Retikulum, dem Zellen, d. h. der Kern und der nicht aufgebrauchte Plasmarest, nur anzuliegen scheinen (Fig. 32).

Ich komme nunmehr zur Prüfung der Frage nach dem Verhalten des Retikulums im eigentlichen lymphoiden Gewebe. Oben, S. 26, habe ich auseinandergesetzt, dass zwischen dem Retikulum der Bluträume und dem des anstossenden Gewebes morphologisch kein Unterschied besteht; wie die Fig. 10 und 11 zeigen, geht das eine in das andere kontinuierlich über. Es gilt also für dieses Retikulum dasselbe, was ich eben für die Bluträume gesagt habe. Dieser Standpunkt deckt sich nun gleichfalls vollständig mit dem, zu dem die neueren Untersucher des Retikulums der Lymphdrüsen gekommen sind; das Retikulum ist entweder zelliger oder faseriger Natur, in letzterem Falle mit „anliegenden Endothelzellen“, in den Maschen liegen die Leukozyten. Ob chemisch eine Differenz zwischen den Fasern des eigentlichen lymphoiden Gewebes und denen der Lymphbahnen besteht, darauf kommt es hier nicht an, wichtig ist nur, dass auch hier Retikulum- und Endothelzellen gleichwertige Bildungen sind. Nun wird von einem Teil der Autoren angegeben, dass in den Lymph-

drüsen das adenoide Gewebe gegen die Lymphsinus von einem Endothelbelag abgegrenzt sei. Es hat bereits Thomé (02) nachgewiesen, dass diese Annahme auf einem Irrtum beruht und His (62) im Recht ist, wenn er allenthalben Lücken annimmt, durch die die Maschen des lymphoiden Gewebes mit dem der Bluträume kommunizieren; tatsächlich besteht eine derartige Abgrenzung nicht, aber nach dem über das Verhältnis von Retikulum- zu Endothelzellen Gesagten, ist erklärlich, wenn jene Auffassung entstehen konnte. Bei der Besprechung des lymphoiden Gewebes habe ich darauf hingewiesen (S. 24 u. f.), dass es bei der Bildung der Sekundärfollikel (Fig. 10 sk) durch deren Wachstumsdruck zu einer Maschenverengerung des Retikulums der Grenzschicht (rf) kommen muss, die Fasern werden dann in tangentialer Richtung ausgezogen (cf. Textfig. 1 und 2 S. 26) und infolgedessen einander genähert; dadurch wird der Eindruck einer kontinuierlichen „Endothelbekleidung" hervorgerufen; wo es nicht zu der Bildung von Sekundärfollikel kommt, ist auch von einer derartigen Abgrenzung des lymphoiden Gewebes gegen die Bluträume (Fig. 10 und 11 l) nichts zu sehen. Helly (03b) nimmt (S. 247) eine derartige Abgrenzung an, wenn er sich aber dabei auf v. Recklinghausen stützt, so sei hier ausdrücklich konstatiert, dass dieser Forscher gerade die entgegengesetzte Meinung vertritt, wie diejenige ist, die ihm Helly zuschreibt. v. Recklinghausen (71, S. 241) sagt darüber: „Es ergibt sich daraus (nämlich durch die Injektion, die Helly als Gegenbeweis anführt), dass die Follikularstränge gegen die Lymphbahn durchaus nicht vollkommen abgeschlossen sind, das Retikulum ist zwar an ihrer Oberfläche sehr dicht geflochten, lässt aber doch noch feste Körperchen von der Lymphbahn aus in das Innere des Follikels eintreten, daher können wahrscheinlich auch umgekehrt körperliche Teile, Lymphzellen z. B., in die Lymphbahn austreten".

Genau so wie das adenoide Gewebe und die Bluträume durch die Retikulummaschen der Grenzschicht untereinander in direkter Verbindung stehen, kommunizieren auch die Venenlakunen mit den Bluträumen. Die Wand zwischen beiden besteht (cf. S. 29 u. f.) aus adenoidem Gewebe, also aus einem Retikulum mit Leukozyten in den Maschenräumen, das mit dem des Blutraumes zusammenhängt (Fig. 17 gw); fehlen die Leukozyten, d. h. sind sie ausgewandert oder ausgeschwemmt worden, so ist die

Passage zwischen Blut- und Venenraum vollständig ungehindert (Fig. 16, 17, 25 bei *). Es ist mir nun geglückt, von einer solchen Grenzwand ein Flächenbild zu gewinnen, das das Retikulum und seine Maschen deutlich erkennen lässt (Fig. 33), das Retikulum (r) ist mit der Oppel'schen Silbermethode dargestellt, der Schnitt ziemlich dick (15 μ); man erkennt deutlich die Lücken zwischen den Fasern, durch die der Blutraum mit der Venenlakune (vl) in Verbindung steht. Aus demselben Bilde wird aber auch klar, wie eine zusammenhängende Grenzschicht vorgetäuscht oder auch wirklich zustande kommen kann. Gegen gs hin scheinen die Maschen immer enger zu werden, es ist das die Stelle, wo die Wand aus ihrer zur der Schnittrichtung parallelen Lage (Flächenansicht) allmählich in die dazu senkrechte (Querschnitt) umbiegt; es muss infolgedessen das Retikulum immer mehr verkürzt erscheinen, die Fasern also einander genährt und die Maschen enger, bis an der Stelle des reinen Querschnittes (gs) infolge der hier zur Schnittrichtung senkrechten Lagerung das Retikulum als solches nicht mehr kenntlich, sondern als ein zusammenhängender Grenzstreif imponiert. Es ist das die gleiche Ursache, warum mancher Untersucher glaubte, eine Grenzschicht (Endothelbelag) zwischen Lymphsinus bezw. Blutraum und adenoidem Gewebe annehmen zu müssen. Es handelt sich also in allen diesen Fällen nicht um einen Endothelüberzug, sondern um ein Retikulum, das senkrecht zu der Verlaufsrichtung seiner Fasern geschnitten und betrachtet wurde. Ich habe schon mehrmals darauf hingewiesen, dass aber auch durch Druck oder Zug die Maschen eines solchen Retikulums so eng gezogen werden können, dass die Fasern schliesslich fest aneinanderliegen und die Lücken verschwinden, wie es in der Textfig. 2 (S. 26) angedeutet ist, dann entsteht eine nahezu undurchlässige Grenzwand, die auch für die Injektionsmasse ein Hindernis bilden kann (Fig. 19, 21); die nach den Lumen zu gelegene Retikulumzellen bilden dann einen richtigen „Endothelbelag".

Es sei in diesem Zusammenhang auch daran erinnert, dass die Zellen der Kapillarhülsen, die den Wandzellen der Blutkanäle in den Rattendrüsen gleichwertige Bildungen sind, faserige Differenzierungen zeigen: sie sind dementsprechend auch schon für zusammengepresste Retikulumzellen gehalten worden. (Carlier 95).

Aus all diesen Auseinandersetzungen folgt, dass es für die Frage nach der Natur der Bluträume und der Zirkulation in den Blutlymphdrüsen vollständig gleichgiltig ist, wenn man einen „Endothelbelag“ der Räume nachweisst oder ihn vermisst, da diese Endothelzellen mit den das Maschenwerk bildenden Retikulumzellen identisch sind; aus dem gleichen Grunde ist es auch nicht angängig von einer endothelialen Abgrenzung des adenoiden Gewebes gegen die Bluträume zu sprechen, es handelt sich eben hierbei auch nur um mehr oder weniger engmaschige Retikulumbildungen in der Grenzschicht.

Zusammenfassung und Kritisches.

Aus meinen Untersuchungen ergibt sich also, dass die Blutlymphdrüsen keine Lymphgefässe besitzen und lediglich in das Blutgefässsystem eingeschaltet sind; die in den Bluträumen und innerhalb des lymphoiden Gewebes stets in ungeheuren Mengen vorhandenen roten Blutkörperchen sind aus Blutgefässen dahin gelangt und zum grössten Teil dem Untergang geweiht; die in den Drüsen gebildeten weissen Blutkörperchen werden, soweit sie nicht bei der Zerstörung der roten eine Rolle spielen, durch die Venen in den Blutkreislauf gebracht. Diesen Funktionen angepasst, münden die arteriellen Gefässe in das lymphoide Gewebe ein, ihr Inhalt bildet dort durchsickernd Strassen (Blutstrasse) und gelangt durch die Maschen des Retikulums schliesslich auch in die Bluträume. Die Venen sammeln sich aus den Venenlakunen, die ihrerseits im lymphoiden Gewebe ihre Wurzeln haben und mit den Bluträumen durch die Lücken ihrer adenoiden Wand in direkter Kommunikation stehen. Daneben finden sich direkte Verbindungen zwischen dem arteriellen und dem venösen System derart, dass arterielle Kapillaren in Venenlakunen einmünden. Diese Wege, ebenso die zwischen Venenlakunen und Bluträumen, haben nur regulatorische Bedeutung und verhüten eine allzugrosse Ansammlung der roten Blutkörperchen in den Maschen des lymphoiden Gewebes und der Bluträume. Es sei hier noch, obwohl ich auf diese Frage nicht eingegangen bin, hinzugefügt, dass die Blutlymphdrüsen ausschliesslich Stätten der Zerstörung der roten Blutelemente sind, nicht aber ihrer Neubildung, dagegen entstehen in ihnen weisse Blutelemente.

Wenn ich nunmehr dazu übergehe, meine Befunde mit denen der früheren Untersucher zu vergleichen, so ergibt sich, dass ich in der Auffassung von der Natur der Drüsen mit ihnen übereinstimme, wenn ich auch im Einzelnen anderer Ansicht bin. Das gilt besonders in der Frage der Blutbahnen. Die irrigen Vorstellungen, die die meisten der früheren Autoren in dieser Beziehung hegten, beruhten vor allem darauf, dass sie keine Injektionen machten oder diese nicht gelangen. So darf also mit Bestimmtheit behauptet werden, dass eine direkte Verbindung zwischen Arterien und Bluträumen und eine direkte Fortsetzung dieser letzteren in Venen nicht besteht. Wo etwas derartiges angegeben wird, beruht es z. T. nur auf Schlussfolgerungen oder auf irrtümlicher Deutung der Befunde. So hat, wie ich schon betonte, Lewis (02) zweifellos ein Lymphgefäss vor sich gehabt, wenn er für die Rattendrüse eine direkte Einmündung der Venen in die Bluträume behauptet, und eine schmale Verbindungsbrücke zwischen zwei Bluträumen, wenn er die Arterien direkt in diese übergehen lässt. Alle diese Untersucher haben aber die Natur der Drüsen als besondere Organe bereits erkannt, wenn ihnen auch nicht geglückt ist, den einwandsfreien Beweis dafür zu liefern. Gerade die Erkenntnis, dass die richtigen Blutlymphdrüsen keine Lymphgefässe besitzen und nur in das Blutgefässsystem eingeschaltet sind, das vom morphologischen Standpunkte aus Wesentlichste in der ganzen Frage, ist erst durch meine Untersuchungen erreicht worden. Ich sehe mich gezwungen, das ausdrücklich hervorzuheben, da Helly, der meine Behauptung von dem Fehlen der Lymphgefässe erst höchst ironisch abtun wollte, nunmehr aber sich genötigt sieht, meine Angaben in dieser Hinsicht zu bestätigen, ohne dabei meinen Namen zu erwähnen; aus dem gleichen Grunde muss ich konstatieren, dass ich der erste (01a) war, der auch für die Milz den gleichen Nachweis brachte: denn Helly (03a) nimmt das neuerdings für sich in Anspruch, während er in Wirklichkeit erst ein Jahr später als ich (02) zu der Erkenntnis kam, dass die Milz keine Lymphgefässe besitzt; er trat nur mit ein paar Worten meinen ausführlichen Erörterungen bei. Das Wesentlichste in dieser Frage ist also, dass Helly das Fehlen der Lymphgefässe nun zugibt und ebenso einräumt, dass die Vene die Funktion eines abführenden Lymphgefässes anscheinend über-

nommen hat. Um nun die Anwesenheit der roten Blutkörperchen im lymphoiden Gewebe und in den Bluträumen zu erklären, nachdem sie sicher nicht durch zuführende Lymphgefässe eingeschwemmt sein können, nimmt er die Diapedese zu Hilfe und hält für möglich, dass die roten Blutkörperchen aus den geschlossenen Blutgefässen in die Bluträume austreten. Für diese „Diapedese“ findet er nun eine Stütze darin, dass er beobachtet haben will, dass im lymphoiden Gewebe liegende rote Blutkörperchen oft „dicht beisammen liegen und nicht gleichmässig zerstreut,[1]) es müsste hier zu kleinsten, zuweilen aber auch grösseren Blutungen während des Lebens gekommen sein“. Wesentlich mehr weiss er allerdings für seine Ansicht nicht geltend zu machen, er erinnert nur noch daran, dass solche „gewissermassen physiologische Blutungen“ auch anderswo, z. B. im Uterus, vorkommen. Demgegenüber sei betont, dass die Frage nach der Natur dieser „physiologischen“ Blutungen und speziell der Menstrualblutungen doch noch absolut nicht geklärt ist und darum hier als Stütze überhaupt nicht verwendet werden kann. Hellys Angaben beruhen also mehr auf subjektiver Auffassung, als auf objektiver Beobachtung.

Die Punkte, in denen ich von den früheren Untersuchern der Drüsen sonst noch abweiche, sind wenigstens für die Frage, die ich in dieser Arbeit ausschliesslich erörtere, so untergeordneter Art, dass ihnen keine besondere Bedeutung zukommt, so z. B. wenn ich die Angaben nicht bestätigen kann, dass glatte Muskelzellen im lymphoiden Gewebe vorkommen. Ich kann das für die Drüsen des Schafes auf das Bestimmteste in Abrede stellen, entweder handelt es sich hierbei um Verwechslungen mit Bindegewebszellen oder aber sie finden sich wirklich bei manchen Tieren, die ich noch nicht untersucht habe. Über die Frage der endothelialen Auskleidung der Bluträume habe ich mich bereits oben eingehend geäussert, die Divergenz mit einigen anderslautenden Angaben ist nur eine scheinbare und erklärt sich aus der verschiedenen Auffassung der Gebilde, die als Endothel- bezw. Retikulumzellen bezeichnet werden.

Eine Schwierigkeit liegt bei der Beurteilung und Kritik der Befunde der Autoren noch darin, dass ich hier den Bau

[1]) Offenbar handelt es sich um die von mir eingehend beschriebenen Blutstrassen des lymphoiden Gewebes.

der Drüsen nur einer Tiergattung besprochen habe, während meine Vorgänger die verschiedensten Spezies untersuchten; bereits in den einleitenden Worten wies ich darauf hin, dass grosse Unterschiede bestünden und aus den gelegentlichen Bemerkungen, die ich vergleichsweise über den Bau der Drüsen bei der Ratte machte, geht hervor, dass diese vielfach von fundamentaler Bedeutung sind. Was ich hier beschrieben habe, trifft also im vollen Umfange nur für das Schaf zu, Nachprüfungen meiner Angaben können deswegen nur dann Wert haben, wenn sie an der gleichen Tierart gemacht würden.

Nachdem nun in den vorhergehenden Seiten der Bau der Blutlymphdrüsen erörtert wurde, gehe ich dazu über, ihre morphologische Stellung zu untersuchen.

II. Morphologische Stellung der Drüsen.

Schon dem ersten Beobachter der Organe, Leydig, (s. Lit.), war es aufgefallen, dass die Drüsen in ihrem ganzen Habitus eine auffallende Ähnlichkeit mit der Milz haben, an die beim Durchschneiden besonders den Malpighi'schen Körperchen und der Pulpa ähnliche Bildungen erinnern würden, so dass sie für Nebenmilzen erklärt werden könnten. Von den englischen Autoren hat dann Clarkson und später Drummond (s. Lit.) aber schon auf Grund mikroskopischer Untersuchungen ihre Ähnlichkeit mit der Milz betont, während Vincent und Harrison (s. Lit.) sich schon bestimmter aussprachen und in ihnen Organe sahen, die den Übergang zwischen Milz und Lymphdrüsen vermitteln. Auf Grund der Beobachtungen dieser Autoren und meiner eigenen vom Bau der Milz gewonnenen Ergebnissen, habe ich dann (01a) die Milz als eine Blutlymphdrüse aufgefasst, die eine besonders differenzierte Form der eigentlichen Blutlymphdrüsen darstellen würde, und gezeigt, dass sich auch eine Brücke zu den Lymphdrüsen schlagen lässt. Bald nach meiner Arbeit erschien eine Abhandlung Warthins (s. Lit.), der sich meinen Ausführungen und Schlussfolgerungen anschliesst, aber noch etwas weitergeht, indem er auf Grund von Beobachtungen an menschlichen Drüsen auch ab und zu eine Ähnlichkeit mit dem Knochenmark erkannt haben will. In einer späteren (02a) Mitteilung stellt er dann hauptsächlich unter Verwertung meiner Injektionsergebnisse alles zusammen, was sich

für die Eigenart der Drüsen anführen lässt. Lewis (s. Lit.) endlich bringt gleichfalls die Milz mit den Blutlymphdrüsen in eine Gruppe zusammen. In seinem Referat hat Helly neuerdings nun wieder den Versuch gemacht, diese Gruppierung umzustossen, indem er die Blutlymphdrüsen nur als eine „Varietät" der gewöhnlichen Lymphdrüsen ansieht, die mit der Milz nichts zu tun hätten. Ich werde späterhin zeigen, dass dieser Standpunkt selbst dann absolut unhaltbar ist, wenn man die Ansichten, die Helly von ihrem Bau hat, als richtig anerkennen wollte. Zunächst aber werde ich nun dartun, worin die charakteristischen Besonderheiten von Milz, Lymphdrüsen und Blutlymphdrüsen bestehen und diese dann miteinander vergleichen.

1. Milz.

Bei meinen Untersuchungen über den Bau der menschlichen Milz (01a) bin ich zu dem Ergebnis gelangt, dass dieses Organ zunächst der abführenden Lymphgefässe entbehrt und die Venen die Funktion übernommen haben, die neugebildeten weissen Blutelemente in den Kreislauf zu bringen. Die Arterien gehen in starkwandige Kapillaren über, die in die Maschen des Parenchyms einmünden, ebendaher und in ihnen beginnend führen kurze von mir als Lymphröhrchen bezeichnete Kanälchen in grössere, untereinander zusammenhängende Räume, die Milzsinus; ihre Wand wird durch ein Retikulum gebildet, dessen Fasern den Sinus in unter sich parallelem Verlauf umkreisen (Ringfasern), und ihr Endothel besteht aus langen, schmalen, nicht zusammenhängenden und in der Längsrichtung des Sinus angeordneten Zellen (Stabzellen), die auf einem dünnen, strukturlosen Häutchen aufsitzen. Diese Milzsinus gehen dann in die eigentlichen Venen über. Neben dieser indirekten Verbindung zwischen dem arteriellen und dem venösen System besteht noch eine direkte, indem arterielle Kapillaren unter spitzem Winkel unmittelbar in die Sinus einmünden. Ich sehe in dieser Verbindungsweise eine regulatorische Einrichtung, um eine allzugrosse Überschwemmung des adenoiden Gewebes zu vermeiden; den gleichen Zweck haben die Hülsen der Arterien, deren morphologische Bedeutung ich oben S. 38 erläutert habe. Das adenoide Gewebe der Milz besteht aus Sekundärfollikeln, den Milzknötchen, und dem Parenchym oder der sog. Pulpa in engerem Sinne:

zwischen den Sekundärfollikeln und dem Parenchym ist das Retikulum, die Hülle, besonders engmaschig (Druck- und Zugwirkung), die Milzsinus beginnen erst etwas peripher von der Hülle, sodass eine Zone entsteht, die nur lockeres adenoides Gewebe, also nur Parenchym, enthält — Knötchenrandzone. In dieser Zone münden die Kapillaren aus und nehmen die Lymphröhrchen ihren Ursprung.

Von diesen Angaben sind nun einzelne bestätigt, andere bestritten worden. So hat Helly (02) und neuerdings auch Janošík (03) meine Angaben über das Fehlen der Lymphgefässe richtig gefunden, ersterer auch das, was ich über den Bau der Sinuswand gesagt habe. Was die Blutbahnen angeht, so bestreiten dagegen Helly und Janošík, dass das Parenchym in den regelrechten Kreislauf eingeschlossen sei, während Mall (03) neuerdings zu dem Ergebnis gekommen ist, dass die arteriellen und venösen Systeme nur durch die Maschenräume des Parenchyms miteinander in Verbindung stünden und eine direkte Kommunikation überhaupt auszuschliessen sei. Helly ist zu seiner Auffassung durch die Beobachtung gelangt, dass rote Blutkörperchen durch die Wand der Milzsinus in das umgebende Parenchym hindurchtreten können (01); er meint, dass dadurch die Anwesenheit der roten Blutelemente im Parenchym genügend erklärt sei, eine direkte Einmündung der Arterie in dasselbe nicht angenommen zu werden braucht. Es ist klar, dass damit noch keineswegs bewiesen war, dass sie nun auch tatsächlich nicht stattfindet. Ich hatte schon vor Helly den reichlichen Durchtritt weisser Blutelemente durch die Gefässwand konstatiert und auch die Möglichkeit zugegeben, dass es gelingen werde, rote Elemente durchpassieren zu sehen, ohne dass aber daraus ein „geschlossenes" Gefässsystem gefolgert werden kann. Entscheidend in dieser Frage waren meine Transfusionsversuche, die darin bestanden, dass ich einem lebenden Kaninchen defibriniertes Vogelblut in die Vena jugularis injizierte und dann sofort schon im Parenchym der Milz die charakteristischen Vogelblutkörperchen nachweisen konnte. Ich hatte mich bei meiner Beweisführung auf die Tatsache gestützt, dass die transfundierten Blutkörperchen in der Peripherie der Milzknötchen besonders reichlich anzutreffen waren, in jenem von mir als Knötchenrandzone bezeichneten Gewebe, das peripher von der Knötchenhülle

liegt und überhaupt keine Milzsinus enthält, sondern nur feine in diese sich entleerende Kanälchen (Lymphröhrchen). Helly (02) hat diese Versuche späterhin wiederholt und meine Angaben bestätigt, jedoch nahm er an, dass die Vogelblutkörperchen auf dem Wege der Diapedese aus den Milzsinus in das Parenchym gelangt seien, weil er diese in den Sinuswänden besonders auch in den der Knötchenrandzone zugekehrten stecken sah. Ich (02b) habe demgegenüber zunächst betont, dass aus der Lage in der Wand nicht die Richtung der Diapedese gefolgert werden könne und dass somit die Vogelblutkörperchen mindestens ebensogut aus der Randzone in die Milzsinus hineingelangen könnten, wie umgekehrt, umsomehr als doch die Bewegungsrichtung der weissen Elemente auch vom Knötchen nach den Sinus geht. Klarheit war aber hier nur durch weitere Experimente zu erlangen. Ich habe mir gesagt: Ist meine Annahme richtig, dass nämlich die Vogelblutkörperchen aus der Randzone in die Milzsinus gelangen, dann müssen, je kürzer der Zeitraum ist, der zwischen der Transfusion und der Herausnahme der Milz verstreicht, umsomehr Körperchen in der Randzone und umsoweniger in den Sinus liegen; ist dagegen Hellys Annahme richtig, so müsste gerade das umgekehrte Verhalten angetroffen werden. Dementsprechend habe ich einmal 15 Sekunden nach Beginn der Transfusion die Milz herausgeschnitten, ein andermal nach 40 Sekunden und endlich nach 90 Sekunden. Meine Voraussetzungen wurden vollauf bestätigt. Es hat sich nämlich gezeigt, dass nach 15 Sekunden zahlreiche Vogelblutkörperchen in den Maschen der Randzone liegen, aber keine oder nur spärliche in den Sinus, dass dagegen nach 90 Sekunden wenige in der Randzone und grosse Massen in den Sinus anzutreffen sind. Dass aber die Vogelblutkörperchen überhaupt nicht aus den Sinusräumen in die Randzone gewandert sein können, dafür liefert noch eine zweite Beobachtung vollgiltigen Beweis. In der Kaninchenmilz findet man gar nicht selten zwei Knötchen so benachbart, dass ihre Randzonen ineinander übergehen, also gemeinschaftlich sind, die Randzone aber ist, wie schon hervorgehoben, durch das Fehlen der Sinus charakterisiert. In Fig. 34 habe ich einen derartigen Fall wiedergegeben; die Milzknötchen mk_1 und mk_2 sind von einem lockeren Hof (kr_1 und kr_2), eben der Knötchenrandzone, eingefasst, erst jenseits derselben liegen

die Milzsinus (ms); in der Mitte zwischen den beiden Milzknötchen liegt die gemeinsame Randzone (gkr), in der die Sinus vollständig fehlen. Untersucht man nun diese Stelle mit stärkerer Vergrösserung, wie sie Fig. 35 zeigt, so sieht man zahlreiche Vogelblutkörperchen (ve) neben denen des eigenen Tieres in das lymphoide Gewebe eingelagert, das keine Sinus, wohl aber arterielle Kapillaren (ac) erkennen lässt — und das schon 15 Sekunden nach Beginn der Transfusion. Daraus kann mit absoluter Sicherheit eine Diapedese aus den Sinusräumen in diese Zone ausgeschlossen werden. Nun hat Helly die Behauptung aufgestellt, dass auch durch die Wand der Arterien eine Diapedese stattfinden könne und hat zwei Bilder wiedergegeben, die das zeigen sollen. In beiden Fällen konnte ich an Hellys eigenen Präparaten unzweifelhaft feststellen, dass es sich dabei weder um eine Diapedese noch um eine arterielle Kapillare handelte, sondern um Retikulummaschen der Knötchenhülle.[1]) Tatsächlich ist es überhaupt undenkbar, dass die arteriellen Kapillaren des Knötchens und der Knötchenhülle, die von sämtlichen Untersuchern als besonders dickwandig und namentlich mit verhältnismässig starker adventitieller Scheide versehen, beschrieben werden, normalerweise solche Lücken aufweisen, dass Vogelblutkörperchen ohne weiteres hindurchpassieren könnten. Wir wollen aber einmal annehmen, Helly hätte Recht: schon unmittelbar nach Beginn der Transfusion treten zahlreiche Vogelblutkörperchen aus den Arterien aus und zwar durch Lücken in ihrer Wand. Von welcher Natur wären aber dann diese Lücken? Helly geht auf diese doch wesentliche Frage überhaupt nicht ein. Die arterielle Kapillare der Randzone hat nach meinen Messungen beim Menschen eine lichte Weite von 5 μ, beim Kaninchen erscheint sie noch etwas feiner; nun ist ein Hühnerblutkörperchen 7,2 μ breit und 12,1 μ lang, also beträchtlich grösser als die des Kaninchens; es müssten also, um die Passage zu gestatten, die Wandlücken mindestens ebenso gross sein wie der Durchmesser des ganzen Gefässes. Da schon sofort nach Eintritt des Blutes in das Gefäss die Blutzellen aus

[1]) Es hat sich an die Deutung dieser Bilder und ihre Wiedergabe durch Helly eine starke persönliche Polemik geknüpft, an deren Schlusse ich Helly nahelegte, die strittigen Präparate dem Urteil der Anatomen-Versammlung zu unterbreiten. Helly ist jedoch dieser Aufforderung nicht nachgekommen.

den Lücken heraustreten — da sie ja schon 15 Sekunden nach Beginn der Injektion ausserhalb des Gefässes getroffen wurden, so müssten diese Lücken offen sein und könnten nicht etwa erst, wie das sonst bei Diapedese der Fall ist, durch den Durchtritt von Leukozyten gebildet werden. Diese Lücken würden nun in die Maschenräume des lymphoiden Gewebes führen, deren Maschenweite im Gebiete der Randzone übereinstimmt mit den oben gegebenen Maassen. Es würde sich also ergeben, dass die arterielle Kapillare in ihrer Wand und zwar auf der Strecke von der Knötchenhülle bis zum Anfang der Lymphröhrchen offene Lücken hätte, die ebenso gross wie das Gefäss selbst und die angrenzenden Maschenräume des lymphoiden Gewebes wären. Bei der Reichhaltigkeit der ausgetretenen Blutkörperchen und der daraus zu schliessenden Lückenzahl hätten wir es dann mit einem Gefäss zu tun, dessen Lücken so gross wären, dass die sie trennende Wand nur auf eine schmale Zone von der Dicke eines Retikulumbalkens beschränkt sein müsste. Die Gefässwand wäre also eine Art von Netz, dessen Balken mit denen des umgebenden Retikulums zusammenhingen und dessen Lücken in die Maschenräume des Retikulums übergingen. Nun könnte vielleicht noch jemand einwenden, es besteht doch noch ein grosser Unterschied zwischen jenem Gefäss und den Retikulummaschen mit denen es kommuniziert, jenes hat eine Endothelauskleidung, die Maschenräume aber nicht. Nachdem, was jedoch oben über Endothel- und Retikulumzellen gesagt wurde, ist dieser Einwand hinfällig. In seiner ganzen Struktur würde sich also das Gefäss in nichts von dem es umgebenden Retikulum unterscheiden, es wäre nur ein in bestimmter Richtung ausgezogener Teil desselben, würde also völlig den Blutstrassen des lymphoiden Gewebes der Blutlymphdrüsen entsprechen, d. h. also einem durch das Blut oder die Injektionsmasse gebahnten Maschenweg im Retikulum des lymphoiden Gewebes. Ob man aber dann berechtigt ist, eine derartige Bildung als Gefäss und die in ihm verlaufende Blutbahn als „geschlossen" zu bezeichnen, das dürfte doch zu bestreiten sein. Also selbst wenn Helly mit seiner Diapedese aus den arteriellen Kapillaren im Rechte wäre, müsste er logischer Weise auf das gleiche kommen, was ich schon längst behauptet habe.

Trotzdem ich nun durch meine Transfusionsversuche den Weg gezeigt hatte, auf dem allein nur der Zirkulationsfrage in der Milz beizukommen ist und trotzdem ich schon in meiner ersten Arbeit eingehend auseinandergesetzt habe, dass mit den üblichen Injektionen in die Milz des toten Tieres keine Klärung herbeigeführt werden könne, weil die Tatsachen der Injektionsergebnisse unbestritten seien und nur eben ihre Deutung fraglich wäre, hat Janošík (03) wieder diese alten Injektionen aufgenommen und natürlich die gleichen Bilder erzielt, die uns schon längst aus den Abbildungen Müllers (65) und Hoyers (94) bekannt sind. Da man aus diesen Bildern eben alles lesen kann und es nur auf den Standpunkt ankommt, den man gerade in der Milzfrage einnimmt, so ist den Schlüssen, die aus so zweideutigen Bildern gezogen werden, keine weitere Bedeutung beizulegen. Ausserdem bestreitet Janošík einige meiner Angaben, die ich machte, so das Vorhandensein der Lymphröhrchen und das Fehlen von Muskeln an Arterienenden. Ich habe menschliche Milz untersucht, Janošíks Abbildungen beziehen sich auf die Hundemilz, ich habe ferner wiederholt hervorgehoben, dass nicht unwesentliche Unterschiede bei den verschiedenen Tierspezies vorkommen. Wenn also Janošík zu einem anderen Resultat in diesen Punkten gelangt ist, so liegt das im besten Falle daran, dass wir verschiedenes Material benützen, wohl spricht er davon, dass er auch menschliche Milz untersuchte, leider aber fehlen gerade davon die Abbildungen.

Lewis's (02) merkwürdige Vorstellungen vom Bau der Milz habe ich bereits Seite 14 erwähnt; er hält die Parenchymräume für Kapillaren und erklärt sich demnach für einen Anhänger der „geschlossenen" Blutbahn; er weiss offenbar nicht, dass man ihn nach der landläufigen Auffassung bei seinen Angaben den Verteidigern der „offenen" zuweisen würde; ebensowenig scheint er zu wissen, dass die von ihm vertretene Ansicht von der Kapillarennatur der Parenchymräume schon sehr alt ist und von Stieda früher einmal (62) aufgestellt wurde, der aber inzwischen seine damalige Deutung als nicht richtig erkannte und sich meinem Standpunkt anschloss (cf. Diskussion zu Weidenreich 02a). Die Lewis'schen Anschauungen zu widerlegen, darf ich mir wohl erlassen.

Im Gegensatz zu Janošík hat Mall (03) an Hundemilzen festgestellt, dass die Blutzirkulation stets durch die zwischen

arteriellem und venösem System eingeschalteten Parenchymmaschen gehe. Er ist zu diesem Ergebnis gleichfalls durch Injektion der Milz toter Tiere gelangt, aber er hat dabei Injektionsmasse und -verfahren so geschickt gewählt, dass diesen Ergebnissen ganz andere Bedeutung zukommt als den Janošík'schen Einspritzungen von Berlinerblau. Mall konnte dadurch auch meine Ansicht (01 a) bestätigen, wonach die Zwischenstücke Thomas nur eine von Blut oder Injektionsflüssigkeit im Parenchym gebahnte direkte Gasse zwischen arteriellen Kapillaren und Milzsinus darstellen; an der Bezeichnung der Ampulle hält Mall fest, er versteht darunter die Auftreibung am Ende der arteriellen Kapillaren; nach meiner Ansicht ist es irreleitend, dafür einen besonderen Namen zu wählen; dass die Kapillaren ja tatsächlich, wenn sie mit Blut oder Injektionsmasse gefüllt sind, auch beim Menschen diese Auftreibung zeigen können (cf. meine Milzarbeit 01, Taf. XV. Fig 25 ea), habe ich beobachtet und abgebildet, aber es sind, wie ich auseinandersetzte, wenigstens beim Menschen keine konstanten Bildungen (cf. S. 346 und ff), sondern nur eine Folge der Injektion. Ob die Hundemilz darin verschieden ist, weiss ich nicht, es wäre aber immerhin möglich. Von Malls Ausführungen möchte ich nun aber den Schlusssatz noch besonders hervorheben; er sagt da wörtlich (S. 332): The conclusion to be drawn from this study is that the course of the reed blood corpuscules is always through the pulp-spaces in passing from the artery to the vein. I have been unable to gather any good evidence in favor of some closed capillaries as suggested by W. Müller, Miescher, Weidenreich and others. Wenn ich Mall recht verstehe, so tritt er der Auffassung W. Müllers, Mieschers und von mir bei, bestreitet nur aber das Vorhandensein direkter Verbindungen zwischen arteriellem und venösem System — den Ausdruck closed halte ich für nicht treffend gewählt. — Meines Wissens haben W. Müller und Miescher das aber gar nicht behauptet, sondern vor allem ich, und dass solche direkte Verbindungen wenigstens beim Menschen bestehen, kann nach meinen Präparaten von nicht injiziertem Material gar keinem Zweifel mehr unterliegen, ich sehe in ihnen aber nur eine regulatorische Vorrichtung, während ich das Wesentliche in den Zirkulationsverhältnissen doch mit Mall in der Einschaltung des Parenchyms erblicke.

Aus dieser Übersicht über die nach meiner Arbeit über die Milz erschienenen Abhandlungen ergibt sich also, dass meine Angaben nicht widerlegt sind und in den wesentlichen Punkten bestätigt wurden und dass es, so wie die Milzfrage augenblicklich liegt, schliesslich bei der Differenz mit den Vertretern der „geschlossenen“ Bahn, selbst die Richtigkeit ihrer nicht erwiesenen Beobachtungen zugegeben, nur darauf ankommt, in welche Worte man die Deutung der Befunde kleidet. Jedenfalls aber muss unsere Auffassung von dem Wesen des Baues der Milz etwas revidiert werden, die alte Streitfrage, „offene“ oder „geschlossene“ Bahn, hat ihren Sinn völlig verloren. Eine „geschlossene“ Bahn gibt es auf keinen Fall mehr, auf das und anderes wird am Schlusse dieser Abhandlung noch ausführlich zurückzukommen sein.

2. Lymphdrüsen.

Während man lange Zeit für den Bau der Lymphdrüsen an dem von His (62) aufgestellten Schema über die Anordnung von Trabekeln, Sinus und lymphoidem Gewebe festhielt, haben neuere Untersuchungen, so besonders die von v. Ebner (02), Thomé (02), Richter (03) und Kling (04), ergeben, dass hier bei den verschiedenen Tierarten eine grosse Variation besteht. Für unsere Frage interessiert uns nur das Grundprinzip der Anordnung. Das lymphoide Gewebe, das die Hauptmasse der Drüsen ausmacht, ist besonders nach der Peripherie hin zu Sekundärfollikeln differenziert, es wird allenthalben von den Lymphsinus begrenzt, in die die zuführenden Lymphgefässe einmünden und aus denen die ableitenden Lymphgefässe sich fortsetzen. Eine Abgrenzung zwischen Sinus und lymphoidem Gewebe besteht nicht, wo Sekundärfollikel ausgebildet sind, ist das Retikulum der Übergangszone engmaschiger geworden. Die Lymphsinus enthalten ein Retikulum, das sich aus dem Endothel der Lymphgefässe entwickelt; das Retikulum kann an einzelnen Stellen fehlen, dann stellt der Sinus einen Lymphraum vor. Das Blutgefässsystem ist bei den eigentlichen Lymphdrüsen getrennt von dem Lymphgefässsystem, die Arterien gehen durch Vermittlung von Kapillaren direkt in die Venen über.

Es existieren nun in der Literatur eine Reihe von Angaben, wonach solche Lymphdrüsen Blut, also rote Blutkörperchen, in grösserer oder geringerer Menge enthalten können. Nun ist

es ja gleichfalls längst bekannt, dass Blut, welches durch Zerreissung oder dauernde Stauung aus den Gefässen in das Gewebe getreten ist, von den Lymphgefässen aufgenommen und nach den Lymphdrüsen geleitet wird. Abgesehen von solchen unzweifelhaft pathologischen Befunden, finden sich in der älteren Literatur Angaben, dass auch rote Blutkörperchen in Lymphdrüsen ausserhalb der Blutbahn häufig angetroffen werden können. Nun ist es sehr schwer, zu prüfen, was daran Wahres war und ist; da damals die Existenz der Blutlymphdrüsen noch unbekannt war, kann es sich um Verwechslungen mit diesen Organen handeln; immer aber hat man angenommen, dass das Blut auf dem Wege der Lymphgefässe in die Drüse gelangt sei und so hat man auch versucht festzustellen, ob nicht etwa die Lymphe normalerweise Blut beigemengt enthalte. Man hat so, besonders Herbst (44), grössere Lymphgefässe herauspräpariert, abgebunden und nach Blut darin gesucht und in vielen Fällen auch gefunden. Doch müssen derartige Mitteilungen sehr mit Vorsicht aufgenommen werden, so hat z. B. Herbst in den Halslymphgefässen und Drüsen der Katze Blut gefunden und diesen Befund für normal gehalten, nachdem er das Tier durch Erwürgen getötet hat. In neurer Zeit mehrten sich die Angaben über das normale Vorkommen von Blut in Lymphdrüsen, Schumacher (97, 98), und Thomé (98) beschrieben es bei Affen; aber beide haben erkannt, dass das Blut nicht auf dem Wege der Lymphbahn, sondern der Blutbahn in das Drüsengewebe gelangt sein müsse und Thomé hat schon eine direkte Verbindung zwischen Gefässen und Lymphsinus für wahrscheinlich erklärt.

Mit dem Augenblick, wo nun nachgewiesen war, dass derartige bluthaltige und bisher für gewöhnliche Lymphdrüsen gehaltene Organe überhaupt keine Lymphgefässe zu besitzen brauchen, war auch die Frage nach der Herkunft des Blutes nicht mehr strittig, sie konnten nur aus der Blutbahn stammen. Es hat sich aber nun gezeigt, dass es bei vielen Tieren Drüsen gibt, die an Reichlichkeit des Blutgehaltes nicht hinter den eigentlichen Blutlymphdrüsen zurückstehen, aber ohne Zweifel Lymphgefässe haben. Hierzu gehören z. B. die Drüsen des Schweines. In solchen Fällen ist dann aber wieder die Frage aufzuwerfen, woher das Blut stammt. Ich habe für das Schwein nachgewiesen (02a) und auch in einer Abbildung (Fig. 3, S. 55)

wiedergegeben, dass die roten Blutkörperchen hier überhaupt nicht in der Lymphbahn liegen, die nahezu vollständig frei davon ist, sondern in grossen Mengen im eigentlichen lymphoiden Gewebe, das dann überhaupt keine Leukozyten mehr enthält und an deren Stellen eben rote Blutkörperchen. Auch hier sind also die Blutbahnen die Quellen der Erythrozyten. In ähnlicher Weise liegen die Verhältnisse bei den Drüsen der Ratte. Nach dem was ich bis jetzt gesehen habe, bin ich geneigt, auch in solchen Fällen mich Thomés Ansicht anschliessend, eine Verbindung zwischen Blut und Lymphbahn anzunehmen; auf einfache Diapedese lassen sich diese Befunde nicht zurückführen und ein Beweis dafür ist bis jetzt nicht erbracht. Leider bin ich nicht in der Lage mich schon heute bestimmter in dieser Frage zu äussern, da meine Untersuchungen lange Zeit unterbrochen waren, ich hoffe aber in nicht allzuferner Zeit auch hierüber völligen Aufschluss geben zu können. Für den Augenblick genügt die Feststellung, dass es bluthaltige Drüsen gibt, die Lymphgefässe besitzen, bei denen aber das Blut aus der Blutbahn und nicht aus der Lymphbahn stammt.

3. Die Blutlymphdrüsen, verglichen mit Milz und Lymphdrüsen.

Nachdem ich das Grundprinzip im Bau aller drei Organe klargelegt habe, komme ich nunmehr zu der Frage: Sind die Blutlymphdrüsen nichts weiter als bluthaltige Lymphdrüsen, oder sind es besondere Organbildungen, und ferner wie stehen sie zu der Milz? Helly hat in seinem Referate (03 b) die Ansicht vertreten, dass sie mit der Milz nichts zu tun hätten, sondern den Lymphdrüsen zuzurechnen wären, von denen sie nur eine besondere „Varietät“ bilden würden. Was ist nun hinsichtlich des Baues festgestellt? Milz, Blutlymphdrüsen und Lymphdrüsen sind adenoide Organe, das lymphoide Gewebe findet sich gleicher Weise bei allen dreien und differenziert sich ebenso bei allen dreien an manchen Stellen zu Sekundärknötchen, bei der Milz führen diese Knötchen den Namen Malpighi'sche Körperchen oder Milzknötchen; das übrige lymphoide Gewebe wird bei den Lymphdrüsen als Markstränge bezeichnet, in den Blutlymphdrüsen hat es keinen besonderen Namen, in der Milz heisst es Pulpa oder Parenchym. Unterschiede in den drei Organen finden sich nur in der Art der Anordnung. Betrachten wir nun

das Gefässsystem! Hier steht fest: die Lymphdrüsen haben zu- und ableitende Lymphgefässe, das lymphoide Gewebe steht mit ihnen in Verbindung — sie sind in die Lymphbahn eingeschaltet; die Milz hat weder zu- noch ableitende Lymphgefässe, das lymphoide Gewebe steht nur mit Blutgefässen in Verbindung — sie ist in die Blutbahn eingeschaltet, oder wie Helly (02, 03a) sagt, sie ist eine „regionäre Lymphdrüse des Blutes“ —; die Blutlymphdrüsen haben weder zu- noch ableitende Lymphgefässe, das lymphoide Gewebe steht nur mit der Blutbahn in Verbindung — sie sind in die Blutbahn eingeschaltet oder wie Helly sagen würde, sie sind „regionäre Lymphdrüsen des Blutes“. Hier also haben wir zwischen den drei Organen wesentliche Unterschiede, die sofort eine Trennung in zwei Gruppen ergeben, und zwar bilden Milz und Blutlymphdrüsen die eine, die Lymphdrüsen die andere. Die Blutlymphdrüsen gehören also mit den Lymphdrüsen nicht zusammen und sind keine Varietät derselben. Trotzdem Helly die Richtigkeit des Bauprinzips dieser drei Organe ausdrücklich zugibt, will er die Blutlymphdrüsen nicht von den Lymphdrüsen trennen und sie nicht als besondere Organe gelten lassen. Dass ihm dabei kaum jemand folgen dürfte, ist sicher; er zitiert z. B. in seinem Referate unter denen, die die Blutlymphdrüsen den gewöhnlichen Lymphdrüsen zurechnen, wörtlich und ausdrücklich v. Ebner (02, S. 697). v. Ebner sagte damals als eben meine allererste Mitteilung (01 b) erschienen war: „Manche Lymphdrüsen zeichnen sich durch ihre auffallend rote Farbe aus, die davon herrührt, dass sich in den Lymphsinus und im Marke viele rote Blutkörperchen etc. vorfinden. Sie wurden als besondere Organe, als Hämolymphdrüsen, beschrieben. Sie zeigen die wesentlichen Bauverhältnisse echter Lymphdrüsen etc. Da das Vorkommen von Blut in den Lymphbahnen ein sehr häufiger Befund ist, so ist es wohl kaum gerechtfertigt, solche Lymphdrüsen als besondere Organe hinzustellen. Das wäre nur der Fall, wenn sich insbesondere die Angaben von Weidenreich bestätigen sollten, denen zufolge die Hämolymphdrüsen Organe wären, die nur in der Kapsel Lymphgefässe besitzen, während die den Lymphsinus und Lymphbahnen anderer Lymphdrüsen entsprechenden Räume ausschliesslich mit Blutgefässen in Zusammenhang stehen sollen etc.“ Nun, diese Bestätigung hat Helly selbst gegeben, die Blut-

lymphdrüsen haben keine Lymphgefässe, es sind also besondere Organe. Trotzdem Helly also v. Ebner selbst erst in seinem Sinne zitiert, macht er sich aber späterhin dessen Schlüsse doch nicht zu eigen. Untersuchen wir nun näher den Grund, den Helly zu seiner Stellungnahme veranlasst hat! Er besteht darin, dass zwischen Blutlymphdrüsen und Lymphdrüsen Übergangsformen vorhanden seien, nicht aber zwischen Milz und Blutlymphdrüsen. Darauf ist zu erwiedern, dass das letztere nicht richtig ist und das ganze überhaupt für die Frage gleichgiltig. Wie ich vorhin auseinandergesetzt habe, kommt es bei der Beurteilung der morphologischen Stellung eines Organes nur auf das Grundprinzip des Baues an, dieses ist aber überhaupt bei allen drei Organen gleich, denn alle drei sind lymphoide Organe und die Unterschiede nicht prinzipieller, sondern nur gradueller Natur mit Ausnahme des Verhaltens zum Gefässsystem — das aber spricht entschieden gegen Hellys Einteilung; die Milz liesse sich also mit dem gleichen Recht als Varietät der Lymphdrüsen bezeichnen, was ja auch schon viele Anatomen taten. Bezeichnet man also die Blutlymphdrüsen als besondere Organe gegenüber den Lymphdrüsen und der Milz, so hat niemand damit sagen wollen, dass Unterschiede bestehen, wie meinetwegen zwischen Leber und Niere. Das ist selbstverständlich. Wir könnten also ebensogut von einer Organart sprechen und in diesem Sinne ist hier überhaupt Organ verstanden worden, dann bilden eben Milz und Blutlymphdrüsen eine Art und die Lymphdrüsen die andere Art der adenoiden Organe. Bei dieser Voraussetzung ist es ganz gleichgiltig, ob Übergangsformen bestehen oder nicht, wobei unter Übergangsformen mit Helly Lymphdrüsen mit Lymphgefässen und reichlich Blut in dem lymphoiden Gewebe und den Lymphräumen (Schwein, Ratte) verstanden sein sollen. Niemand wird bestreiten, dass die Schwimmblase der Fische und die Lunge der Säugetiere besondere Organe oder besondere Arten eines Organes sind, trotzdem die schönsten Übergangsformen zwischen beiden in der Tierreihe vorkommen. Nun behauptet Helly, es gäbe keine Übergangsformen der Blutlymphdrüsen zur Milz. Demgegenüber ist hervorzuheben, dass die Milz ihrem Bau nach nichts anderes ist als eine typische Blutlymphdrüse, von deren beim Schaf beschriebenen Form sie sich nur unwesentlich in der

Anordnung des lymphoiden Gewebes und in der Differenzierung einzelner Abschnitte des Gefässsystems unterscheidet; im Grunde genommen sind aber diese Unterschiede viel geringer als diejenigen, die z. B. die Milzen verschiener Tierspezies untereinander aufweisen. Es sei hier besonders an die Arbeiten W. Müllers (65) und Hojers (64) erinnernt! So ist allgemein bekannt, dass die Milzen der Reptilien (Tropidonotus natrix) und mancher Amphibien (Salamander) überhaupt eher an Lymphdrüsen erinnern als an die Milz der Säugetiere, sie bestehen fast nur aus weisser Pulpa und entbehren der roten; ferner ist festgestellt, dass es Milzen gibt, die Lymphgefässe besitzen, also in die Gruppe der Lymphdrüsen gehören, wie das für die Spitzmaus von Bannwarth (91) nachgewiesen wurde, und endlich zeigen die Säugermilzen selbst untereinander ganz beträchtliche Unterschiede; die Milz von Hund und Schwein z. B. ist charakterisiert durch Balken glatter Muskelmassen und der mächtigen Ausbildung der Kapillarhülsen, neben denen die Milzfollikel an Zahl weit zurücktreten, umgekehrt fehlen erstere Bildungen beim Menschen oder sind auf ein Minimum reduziert. Die Milz der Insektivoren erinnert fast mehr an das Knochenmark als z. B. an die Kaninchenmilz und s. f., daraus ergibt sich also, dass, wenn man bisher keinen Anstoss daran genommen hat, Organe, die solche Unterschiede zeigen, mit dem gemeinsamen Namen Milz zu belegen, keine Berechtigung vorhanden ist. Organe, welche sich in viel weniger Punkten von ihnen unterscheiden, wenigstens in eine Gruppe mit ihnen zu stellen. Es ist das so selbstverständlich, dass man darüber kein Wort mehr zu verlieren braucht. Schon der ganze Habitus der Blutlymphdrüsen erinnert so sehr an die Milz, dass unbefangene Beobachter, wie Leydig (57), sie direkt als Nebenmilzen bezeichnen möchten und tatsächlich sind sie schon vielfach unter diesem Nameu beschrieben worden, ohne dass die betreffenden Untersucher merkten, dass sie doch etwas andere Organe vor sich hatten. Hellys Einwände können daher nicht ernst genommen werden, umsoweniger da er doch selbst die Hauptpunkte bestätigen musste, in denen die Blutlymphdrüsen mit der Milz übereinstimmen und in denen sie sich zusammen mit der Milz von den gewöhnlichen Lymphdrüsen unterscheiden.

Die Blutlymphdrüsen stehen der Milz am nächsten, sie gehören mit dieser in eine Gruppe. Die Milz ist nur eine konstant

gewordene Differenzierungsform dieser Drüsen. Die Lymphdrüsen bilden eine Gruppe für sich. Zwischen ihnen und den Blutlymphdrüsen, einschliesslich der Milz, stehen die Lymphdrüsen mancher Tiere, deren lymphoides Gewebe mit Blutbahn und Lymphbahn in Verbindung ist.

Bemerkungen zur Nomenklatur.

Nach den bisherigen Auseinandersetzungen hätten wir vier verschiedene Organe zu unterscheiden und zwar a) die Milz, b) die Blutlymphdrüsen, c) die Lymphdrüsen, deren lymphoides Gewebe mit Blut- und Lymphbahn in Zusammenhang steht, und d) die gewöhnlichen Lymphdrüsen mit vollständig getrenntem Gefässsystem. Lewis (02) hat den Vorschlag gemacht, die von mir Blutlymphdrüsen genannten Formen als Blutdrüsen zu bezeichnen und die Benennung Blutlymphdrüsen für die Lymphdrüsen-Übergangsformen c) zu reservieren; d) würde dann als Lymphdrüse kurzweg zu bezeichnen sein. So bequem diese Nomenklatur auch wäre, so trage ich doch Bedenken, sie zu befürworten und zwar weil der Ausdruck „Blutdrüsen“ nicht unzweideutig ist und zu Verwechslungen mit ganz anderen Organen Anlass geben kann. Da ausserdem der Ausdruck Blutlymphdrüsen bereits Heimatsrecht erworben hat, so schlage ich vor, ihn beizubehalten und wenn eine besondere Unterscheidung noch geboten erscheint, die Blutlymphdrüsen mit Lymphgefässen ausdrücklich als solche zu bezeichnen.

Helly (03b) macht gleichfalls neue Vorschläge, er will die Blutlymphdrüsen „rote Lymphdrüsen“ nennen und die gewöhnlichen Lymphdrüsen „weisse Lymphdrüsen“; beide wären ja nur Varietäten derselben Art. Dass das unrichtig ist, habe ich bereits betont; ich sehe aber auch keinen Grund ein, eine Namensänderung an den häufigst vorkommenden Organen, den Lymphdrüsen, vorzunehmen, die dann immer ausdrücklich als „weisse“ bezeichnet werden müssten. Vor allem scheint mir aber auch deswegen der Name recht unglücklich gewählt, weil ein Adjektivum, das zudem nicht charakteristisch ist, die ausschlaggebende Benennung enthält; unter pathologischen Verhältnissen kann Blut in „weisse Lymphdrüsen“ gelangen und diese dann zu „roten“ machen, ohne dass sie aber deswegen „Blutlymphdrüsen“ geworden wären, nach der Helly'schen

Nomenklatur wären das dann „rote weisse Lymphdrüsen“. Die Helly'sche Nomenklatur kann also zu Irrtümern Veranlassung geben; sie ist zudem unnötig, da ja bereits ein Name besteht, und also abzulehnen.

III. Schlussbetrachtungen.

Aus den vorstehenden Ausführungen hat sich also ergeben, dass die Blutlymphdrüsen besondere Organe sind und mit der Milz zusammen eine Gruppe bilden, während die Lymphdrüsen einer zweiten Gruppe angehören; beide zusammen sind aber nur „Varietäten“ der Organe, die man als adenoide zu bezeichnen pflegt. Ich möchte nun im Folgenden versuchen auf die Grundzüge des Baues dieser Organe noch näher einzugehen, um zu einem zusammenfassenden Bilde zu gelangen und zugleich zu zeigen, in welcher Weise wir unsere bisherigen Ansichten zu revidieren haben.

Es ist lehrreich, dabei mit der Milzfrage zu beginnen. Für dieses Organ hat man bekanntlich vielfach ursprünglich angenommen, dass das arterielle System in direkter ununterbrochener Verbindung mit dem venösen stünde; man betrachtete die Pulpa oder das Parenchym als ein besonderes Gewebe und suchte die Anwesenheit von roten Blutelementen in ihren Maschen mit Hilfe der Diapedese zu erklären, schon lange bevor dieselbe wirklich konstatiert war. Die andere Ansicht gipfelte darin, dass die Parenchymräume mit den Blutgefässen in direkter Kommunikation stünden, so dass sie gewissermassen einen Bestandteil der Blutbahn bilden würden. Man drückte diese beiden Auffassungen darin aus, dass man sagte, die Milz hat ein „geschlossenes“ bezw. „offenes“ Gefässsystem. Der erstere Standpunkt basierte wesentlich auf der Vorstellung, dass das Parenchymgewebe dem Blutgefässsystem gegenüber etwas fremdartiges sei, und dass es doch eine ausserordentlich merkwürdige Erscheinung wäre, wenn das Blut sich in ein solches „wandungsloses“ Gewebe ergiessen würde, während es doch sonst überall im Körper in geschlossenen Röhren ströme. Die Vertreter des zweiten Standpunktes haben auf Grund ihrer Beobachtungen die erste Ansicht als unrichtig erkannt, sie haben aber nicht versucht, wenn ich so sagen darf, ihre Anschauung plausibel zu machen und vor allem zu zeigen, dass das Blut keineswegs in einem dem Gefässsystem fremdartigen

Gewebe strömt. Die ganze Fragestellung ist aber jetzt nach meinen Untersuchungen und den durch diese ausgelösten eine andere geworden; die Bezeichnung offene und geschlossene Blutbahn hat, wie ich schon oben sagte, ihren Sinn verloren und wir erkennen jetzt auch klarer, was die „wandungslosen“ Bahnen eigentlich bedeuten.

Wenn man die Bahnen betrachtet, in denen das Blut sonst in dem Körper strömt, so erkennt man, dass diese Bahnen stets Röhren sind, mit bald längerem, bald weiterem, oft auch zu grösseren Räumen ausgedehntem Lumen. Vergleicht man damit nun die Lymphbahnen, so ergibt sich auch hier die Tatsache, dass auch im allgemeinen die Lymphe in Röhren strömt, die die gleichen Kaliberschwankungen und Lakunenbildungen wie die Blutröhren zeigen können; nur einzelne Strecken der Lymphbahnen machen davon eine Ausnahme und das sind diejenigen, die durch die Lymphdrüsen hindurchgehen, in jenen Bildungen dieser Drüsen also, die man als Lymphsinus bezeichnet. Diese sind bekanntlich dadurch charakterisiert, dass sie von einem Retikulum durchzogen werden, die Lymphbahn strömt hier also nicht in einem Röhrensystem, sondern in einem Maschenwerk; dieses ist hier kein fremdartiges Gewebe, sondern nur eine besondere Differenzierung der Lymphbahn mit deren Röhren in kontinuierlichem Zusammenhang und, wie die Untersuchungen ergeben haben, aus einer solchen Röhrenwand hervorgegangen. Bleiben wir nun bei den Lymphdrüsen! Die eigentliche Lymphbahn besteht hier also aus einem Maschenwerk, in das röhrenförmige zuführende Lymphgefässe einmünden und aus der ebensolche ableitende Lymphgefässe hervorgehen. Dazu kommt nun noch das lymphoide Gewebe, dieses besteht aus einem Retikulum, das sich in morphologischer Hinsicht in nichts von dem der Lymphbahn unterscheidet und mit ihm überall in Zusammenhang steht. In seinen Maschen haben sich aber die Leukozyten etabliert; an einzelnen Stellen, wo lebhaftere Zellvermehrung stattfindet oder stattgefunden hat, erscheint das Retikulum auseinandergedrängt, es sind das die Sekundärknötchen, die keine konstanten und besonderen Bildungen sind, sondern nur Differenzierungen in lymphoiden Gewebe. Es steht nun fest, dass es zwischen den Lymphbahnen und dem lymphoiden Gewebe keine Grenze gibt, sondern dass die Maschenräume beider Retikula direkt

miteinander, ebenso wie die Netzbalken, kommunizieren. Die einfachste Form eines derartigen Organs (Textfig. 3) wäre also die, dass in einer röhrenförmigen Lymphbahn (va u. ve) eine Stelle sich kugelig erweitert und ein Maschenwerk ausbildet, in dessen zentralem Teil (lg) sich Leukozyten etablieren, während die peripheren Maschen (ls) frei bleiben; der Lymphstrom umkreist in diesen den zentralen Teil und nimmt von da Elemente auf und gibt an ihn ab. An dem kugeligen Teil der Lymphbahn verdickt sich ihre Wand zu einer Kapsel. Nun lässt sich konstatieren, dass eine Lymphdrüse im Grunde genommen sich zusammensetzt aus einer Vielheit solcher eben beschriebenen morphologischen Einheiten, die sich gewissermaassen als Läppchen (Lobuli) bezeichnen lassen; dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass nur wenige Lymphdrüsen noch diesen Grundzug ihres Baues erkennen lassen, so besonders die des Rindes, bei der die Trabekel die Kapsel je zweier benachbarter Läppchen darstellen würden; die Lymphdrüsen der meisten Tiere und auch die des Menschen halten sich wohl noch in ihrem allgemeinen Bau an diesen Typus, aber die Einheiten sind nicht mehr abgegrenzt zu erkennen. Diese Auffassung vom Bau ist eine rein morphologische, die Entwicklungsgeschichte macht es wenigstens nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen wahrscheinlich, dass das eigentliche lymphoide Gewebe ausserhalb der Lymphbahn entsteht und sich erst sekundär mit ihr verbindet; für unsere Betrachtung kommt das ungefähr auf dasselbe heraus. Die Blutgefässe sind nicht bestimmend für den Bau, sie verhalten sich wie reine Ernährungskanäle in anderen Organen.

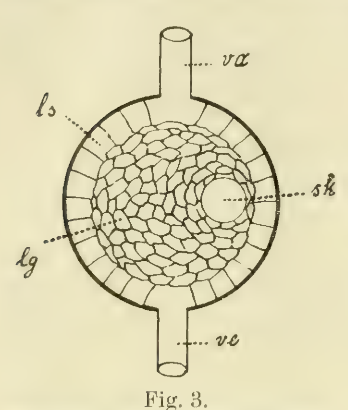


Fig. 3.
Schema der morphologischen Einheit einer Lymphdrüse.
sk = Sekundärknötchen.

Das Lymphgefässsystem ist nach Bau und Inhalt dem Blutgefässsystem nahe verwandt, es stellt sozusagen eine Dependance desselben vor, mündet dorthin ein und entsteht auch, wie die neuesten Untersuchungen von Sabin (02) zeigen, indem

es aus dem Blutgefässsystem auswächst. Es darf uns also nicht verwundern, wenn uns bei diesem gleiche Verhältnisse, wie sie bei den Lymphbahnen oben klar gelegt wurden, begegnen. Die Blutlymphdrüsen bilden in Wirklichkeit das Analogon zu den Lymphdrüsen. Gehen wir von der Milz aus! Für dieses Organ hat Mall (00) als der erste behauptet, dass es sich eigentlich auflösen lässt in kleinste Bauelemente, die er als Läppchen (Lobuli) bezeichnet hat. Von dem Bauschema eines solchen Läppchens kann man sich eine gute Vorstellung machen, wenn man von der gleichen Voraussetzung ausgeht wie bei der Lymphdrüse, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Blutbahnen das charakteristische Moment sind (Textfig. 4). Die röhrenförmige Blutbahn erweitert sich also an einer Stelle kugelig, ihre Wand verdickt sich dort zu einer Kapsel, das Lumen wird von einem Retikulum (p) durchzogen, dessen Maschenräume aber hier nirgends von Zellen ganz frei bleiben, sondern rote und weisse Blutkörperchen enthalten, dieses Retikulum ist die Pulpa oder das Parenchym.[1]) Bei der Milz ist freilich dieses Grundschema insofern umgeformt, als im Läppchen die ableitende Blutbahn, also die Vene, in dessen Peripherie (v) liegt und die zuführende, die Arterie, im Zentrum (a). Jedes einzelne Läppchen enthält so seine besondere Arterie, die mit dem der anderen keine Anastomose eingeht, so äussert sich noch, auch wenn der Läppchencharakter der Milz, wie das ja überhaupt die Regel ist, kaum mehr erkannt werden kann, die ursprüngliche morphologische Einheit. Die Histogenese der Milz steht mit dieser Auffassung vollständig im Einklang;

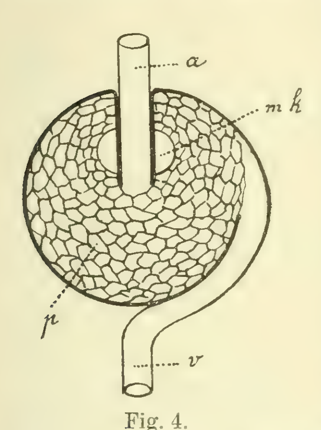


Fig. 4.
Schema der morphologischen Einheit der Milz.
mk = Milzknötchen.

[1]) Dieser von mir ursprünglich für die Pulpa akzeptierte Ausdruck wäre bei dieser Auffassung nicht mehr ganz am Platze, da mit Parenchym eigentlich das nach Abzweigung der Gefässe bleibende Organgewebe bezeichnet würde, das Parenchym wäre hier sogar ein Gefässbestandteil selbst; mit Rücksicht darauf aber, dass man auch den funktionell wesentlichen Teil eines Organs so bezeichnet, behalte ich den Ausdruck bei.

nach den Untersuchungen von Laguesse (91) besteht sie anfänglich aus einem Netzwerk von Zellen — deren Herkunft zwar noch umstritten ist — das sich sekundär (also ebenso wie wahrscheinlich die Lymphdrüsen) mit den Gefässen in Verbindung setzt und schliesslich in deren Bahn eingeschaltet wird.

Genau ebenso wie die Milz verhalten sich die Blutlymphdrüsen. Auch hier lässt sich die morphologische Einheit (Textfigur 5) dahin charakterisieren, dass die röhrenförmige Blutbahn (a und b) in eine retikuläre übergeht, deren Maschenräume (lg) auch von Leukozyten besetzt sind. Dazu kommt als weitere Differenzierung nun aber noch eine zweite Retikulumschicht (br) hinzu, die die retikuläre Blutbahn umfasst und anstatt der Leukozyten rote Blutkörperchen enthält; diese werden aus der zentralen retikulären Blutbahn in der peripheren abgelagert; die periphere retikuläre Blutbahn steht also mit den zu- und ableitenden Blutgefässen nur durch Vermittlung der zentralen retikulären Bahn in Verbindung. Die Blutlymphdrüse setzt sich aus einer Menge solcher Einheiten zusammen. Bei ihnen ist sogar dieser Zusammenschluss oft recht gut zu erkennen, man findet nämlich häufig, dass ganz grosse Drüsen, die über Nussgrösse erreichen können, aus einer Verschmelzung vieler kleiner hervorgegangen sind und dann sowohl makroskopisch wie mikroskopisch Spuren ihrer Vereinigung zeigen. Wie die Histogenese der Drüse vor sich geht, ist noch unbekannt; was bis jetzt vorliegt, ist nicht das Produkt eingehender Untersuchungen typischer Formen, zeigt aber, dass die Drüsen einen eigenen Entwicklungsgang haben.

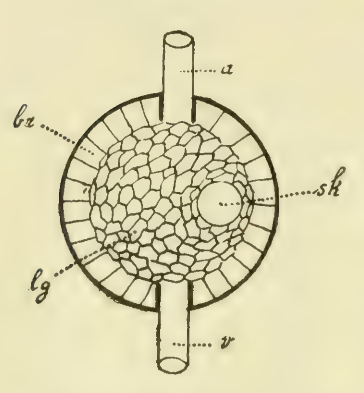


Fig. 5.
Schema der morphologischen Einheit der Blutlymphdrüsen.
sk = Sekundärknötchen.

Da auch aus anderen Gründen diese Untersuchungen notwendig sind, habe ich bereits damit begonnen und hoffe in nicht zu ferner Zeit darüber berichten zu können.

Auch die Blutlymphdrüsen mit Lymphgefässen (Schwein), lassen zum Teil sehr gut ihre morphologische Einheit erkennen

(Textfigur 6). Diese zeigt denselben Bau wie bei den Lymphdrüsen, nur ist hier der zentrale Teil des retikulären Gewebes (lg) in die Blutbahn (a und v) eingeschaltet, während der periphere (ls) mit der Lymphbahn (va und ve) ebenso wie bei den Lymphdrüsen in Verbindung steht.

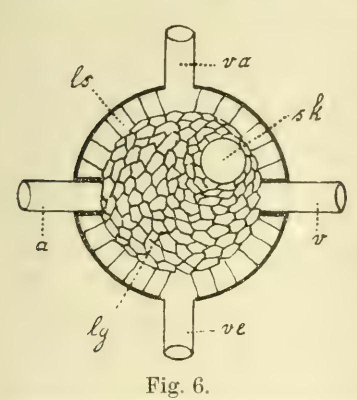


Fig. 6.
Schema der morphologischen Einheit der Blutlymphdrüsen mit Lymphgefässen. sk = Sekundärknötchen.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass das Blut bei den Blutlymphdrüsen und der Milz, ebenso wie bei den Lymphdrüsen die Lymphe, nicht durchaus in Röhren, sondern in einem Maschenwerk strömt, das einen wesentlichen Bestandteil des Gefässsystems darstellt und nicht etwa ein diesem vollständig fremdartiges Gewebe. Bei den Blutlymphdrüsen ist dieses Maschenwerk in einen zentralen und einen peripheren Teil (hier im Sinne der morphologischen Einheit gebraucht) gesondert, die beide miteinander kommunizieren, von denen aber nur der zentrale, zugleich mit Leukozyten infiltrierte Teil, direkt in die zu- und ableitenden Blutgefässe sich fortsetzt, während der periphere als Sammelbecken und Ablagerungsstätte der roten Blutelemente dient. Bei der Milz fehlt dieser periphere Nebenraum, es ist nur ein undifferenziertes Maschenwerk vorhanden, das sich in Blutgefässröhren fortsetzt. Vergleicht man in den Schemata den Eintritt der Blutbahn mit der Lymphbahn, so wird ohne weiteres klar, warum die Kapsel die Blutgefässe in das Organ begleitet, während die Lymphbahnen dieses Übergangs entbehren; die ersteren stülpen eben die Kapsel ein. Sowohl in den Blutlymphdrüsen, als auch in der Milz zeigen nun die ableitenden Blutbahnen im Verlauf und Bau insofern eine besondere Differenzierung, als sie sich zu sinusartigen Räumen erweitern. Bei den Blutlymphdrüsen verlaufen diese meistens an der Grenze zwischen lymphoidem Gewebe und Blutraum (Venenlakunen); ein Blick auf das Schema (Textfigur 5) lehrt, warum das so sein muss, die Vene steht eben nur mit dem zentralen Teil und nicht mit dem peripheren (dem Blutraum in direkter Verbindung (cf. Fig. 12, 15 u. 19). Da

aber die Venen hier nichts weiter sind als kanalisiertes lymphoides Gewebe (also zentraler Teil der Einheit), so stehen sie wie eben dieses mit dem Blutraum (dem peripheren Teil) in Kommunikation. Bei der Milz sind die venösen Räume oder die Milzsinus zunächst auch nichts weiter als kanalisierte, erweiterte Parenchymräume und daher mit dem übrigen Parenchym durch ihre Wand hindurch in Kommunikation; bei manchen Milzen differenziert sich eine Grenze in Form einer dünnen Membran (so beim Menschen), die aber für den Durchtritt der Blutelemente kein Hindernis bildet. Auch die Lymphröhrchen der Milz sind nichts anderes als solche kürzere oder längere kanalisierte Maschenwege. Im allgemeinen sickert das Blut von der Arterie her durch die von Leukozyten infiltrierten Maschen, bis es wieder in einen völlig kanalisierten Teil gelangt, dabei bahnt es sich dorthin einen Weg, wo es den geringsten Widerstand findet. Diese Blutstrassen können sich von dem umgebenden Gewebe mehr abgrenzen, wie ich ausführlich auseinandersetzte; sie machen dann den Eindruck von Gefässen mit mehrschichtiger Zellauskleidung; in der Milz speziell sind die Kapillarhülsen solche Bildungen, die dort einer besonderen Funktion angepasst erscheinen. Die Blutstrassen können auch zu konstanten Bildungen werden und dementsprechend den Charakter röhrenförmiger Bahnen annehmen; das sind dann die direkten Verbindungen zwischen arteriellem und venösem System. Die Sekundärknötchen (sk) sind keine konstanten Bildungen, sie etablieren sich da und dort in den von Leukozyten infiltrierten Maschen und drängen diese dadurch auseinander, nur in der Milz (mk) sind sie an die Arterien enger gebunden (cf. Textfig. 3—6).

Betrachten wir nun noch die Funktion der so gebauten Organe. Die Lymphdrüsen dienen als Filter für die Lymphe, ebenso filtrieren die Blutlymphdrüsen und besonders auch die Milz das Blut, es muss durch ihre Maschenräume hindurchpassieren; dabei werden die dem Untergang geweihten roten Blutelemente in diesen zurückgehalten und von den Zellen der Maschenräume und den Leukozyten aufgenommen und verarbeitet; übrigens können sich auch die die kanalisierte Blutbahn auskleidenden Zellen (Endothelzellen) an dieser Phagozytose beteiligen. In den Blutlymphdrüsen dienen die Bluträume zur Aufspeicherung der roten Blutelemente, diese zerfallen dort und die Zerfalls-

produkte werden nach und nach erst von den Leukozyten des anschliessenden lymphoiden Gewebes aufgenommen; da diese Bluträume keine direkten, sondern nur indirekte Verbindungen mit den wegführenden Venen haben, können die in ihnen befindlichen roten Blutelemente nicht ohne weiteres entweichen. Die Leukozyten, die in den Drüsen entstehen, finden in der Verarbeitung der roten Blutelemente ihre sofortige Verwendung; der Überschuss, ebenso die allenfalls mit den Zerfalls- und Umsetzungsprodukten der roten Blutelemente beladenen, werden durch die Venen direkt aus dem lymphoiden Gewebe in den Kreislauf gebracht. Wie die Lymphdrüsen Lymphfilter, so sind also die Blutlymphdrüsen (Milz und eigentliche Blutlymphdrüsen) Blutfilter und ihrer Funktion entsprechend gebaut.

Literaturverzeichnis.

(Dieses Verzeichnis enthält sämtliche Arbeiten über die Blutlymphdrüsen, soweit sie mir bekannt wurden, mit Einschluss der wenigen, die sich auf die Pathologie der Organe beziehen. In Hellys Referat (03b) sind die Titel, Band- und Jahreszahlen zum Teil unrichtig wiedergegeben.)

1. Bannwarth, 91: Untersuchungen über die Milz. I. Die Milz der Katze. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 38, 1891.
2. Bizzozero, G., 76: Beiträge zur Kenntnis des Baues der Lymphdrüsen. Moleschotts Untersuchungen, Bd. 11, 1876.
3. Carlier, 95: The minute structure of the reticulum in the cat's spleen. Journ. of Anat. and Physiol., Bd. 29, 1895.
4. Clarkson, 91: Report on hemal glands. British Medic. Journal, 1891.
5. Derselbe, 96: A Textbook of Histology, 1896.
6. Drummond, W. B., 00: On the structure and functions of the haemolymph glands. Journ. of Anat. and Physiol., Bd. 34, 1900.
7. v. Ebner, V., 02: Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. III. 1902.
8. Gibbes, H., 84: On some structures found in the connective tissue between the venal artery and vein in the human subject. Quart. Journ. Mikr. Sc., Bd. 24, 1884.
9. Derselbe, 93: Haemolymph glands. Americ. Journ. of Med. Sc., 1893.
10. Helly, K., 01: Zum Nachweise des geschlossenen Gefässsystems der Milz. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 59, 1901.
11. Derselbe, 02: Die Blutbahnen der Milz und ihre funktionelle Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61, 1902.
12. Derselbe, 03a: Funktionsmechanismus der Milz. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol., Bd. 34, 1903.

13. Derselbe, 03b: Hämolymphdrüsen. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklg. Bd. 12, (1902) 1903.
14. Herbst, G., 44: Das Lymphgefässsystem und seine Verrichtung. 1844.
15. His, W., 62: Beiträge z. Kenntnis der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 11, 1862.
16. Hoyer, H., 94: Über den Bau der Milz. Morpholog. Arbeiten, Bd. 3, 1894.
17. Janošik, J., 03: Über die Blutzirkulation in der Milz. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62, 1903.
18. Kling, C. A., 04: Studien über die Entwicklung der Lymphdrüsen beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 63, 1904.
19. Laguesse, E, 91: Le tissu splénique et son développement. Anat. Anz., Bd. 6, 1891.
20. Lewis, Th., 02: The structure and functions of the haemolymph glands and spleen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol, Bd. 20, 1902.
21. Leydig, F., 57: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. 1857.
22. Mall, Fr. P., 00: The Architecture and Blood-Vessels of the Dog's spleen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. II, 1900.
23. Derselbe, 02: The Development of the connective Tissues from the connective Tissue Syncytium. Americ. Journ. Anat., Bd. 2, 1902.
24. Derselbe, 03: On the circulation through the pulp of the dog's spleen. Americ. Journ. of Anat., Bd. 2, 1903.
25. Morandi, E. e Sisto, P., 01: Sulla struttura e sul significato fisiologico delle ghiandole emolinfatiche. Arch. per le Scienze med., Bd. 25, 1901.
26. Müller, W., 65: Über den feineren Bau der Milz. 1865.
27. Müller, W., 79: Untersuchungen über das Verhalten der Lymphdrüsen bei der Resorption von Blutextravasaten. Inaug. Diss., Göttingen, 1879.
28. Ranvier, L., 75: Traité technique d'Histologie. 1875.
29. v. Recklinghausen, F., 71: Das Lymphgefässsystem. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, 1871.
30. Richter, J., 02: Vergleichende Untersuchungen über den mikroskopischen Bau der Lymphdrüsen von Pferd, Rind, Schwein und Hund. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 60, 1902.
31. Robertson, W. F., 90: The praevertebral haemolymph glands. Lancet, 1890.
32. Sabin, Fl. R, 02: On the origin of the lymphatic system from the veins and the development of the lymph hearts and thoracic duct in the pig. American Journ. of Anat., Bd. 1, 1902.
33. Schumacher, S., 97: Über die Lymphdrüsen des Macacus Rhesus Arch. f. mikr. Anat., 48, 1897.
34. Derselbe, 99: Über Phagocytose und die Abfuhrwege der Leukozyten in den Lymphdrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54, 1899.
35. Stieda, L., 62: Zur Histologie der Milz. Virchows Arch., Bd. 24, 1862.
36. Stöhr, Ph., 91: Die Entwicklung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschr. f. Nägeli u. Koellicker, 1891.

37. Thomé, R., 98: Endothelien als Phagocyten (aus den Lymphdrüsen von Macacus cynomolgus). Arch. f. mikr. Anat., 52, 1898.

38. Derselbe, 02: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Lymphknoten. I. Das Retikulum der Lymphknoten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 37, 1902.

39. Vincent, S., 98: On haemolymph and haemal lymphatic glands. Proc. of Physiol. Soc. 1898 in Journ. of Physiol., Bd. 22, 1898.

40. Vincent S. and Harrison S., 97: On the haemolymph glands of vertebrates. Journ. of Anat. and Physiol., Bd. 31, 1897.

41. Warthin, Ald. Sc., 01a: A contribution to the normal Histology and Pathology of the Haemolymph Glands. (Prelim. Rep.) Journ. of the Bost. Soc. of Med. Sc., Bd. 5, 1901.

42. Derselbe, 01b: The normal histology of the human haemolymh glands. Americ. Journ. of Anat., Bd. 1, 1901.

43. Derselbe, 02a: Are the Haemolymph Nodes Organs sui generis? Transact. of the Chicago Pathol. Soc., Bd. 5, 1902.

44. Derselbe, 02b: The Changes produced in the Haemolymph Glands of the Sheep and Goat by Splenectomy, hemolytic Poisons, and Hemorrhage. Journ. of Medic. Research, Bd. 7, 1902.

45. Derselbe, 02c: The Pathology of pernicious Anaemia, with special Reference to Changes occurring in the hemolymph Nodes. Americ. Journ. of the Medic. Sc., 1902.

46. Weidenreich, F., 01a: Das Gefässsystem der menschlichen Milz Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58, 1901.

47. Derselbe, 01b: Über Blutlymphdrüsen; die Bedeutung der eosinophilen Leukozyten etc. Anat. Anz., Bd. 20, 1901.

48. Derselbe, 02a: Die Blutlymphdrüsen und ihre Beziehung zu Milz und Lymphdrüsen. XVI. Verh. d. Anat. Ges. Halle, 1902.

49. Derselbe, 02b: Zur Milzfrage. Anat. Anz., Bd. 22, 1902.

Erklärung der Figuren auf Tafel I—V.

(Soweit nicht anders vermerkt, sind die Präparate Blutlymphdrüsen des Schafes entnommen und in Zenker'scher Flüssigkeit fixiert. Die Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat in Objekttischhöhe aufgenommen. Zeiss-Stativ.)

Bezeichnungen, die für alle Figuren gelten:

a	= Arterie.	*l'*	= Leukozyt.
ac	= ArterielleKapillare.	*r*	= Retikulum.
bs	= Blutstrasse.	*rf*	= Bindegewebsfasern.
bv	= Balkenvene.	*s*	= Blutraum.
c	= Kapsel.	*sk*	= Sekundärknötchen.
e	= Rotes Blutkörperchen.	*v*	= Vene.
	= Lymphoides Gewebe.	*vl*	= Venenlakune.

Fig. 1. Drüse mit Injektion der Arterien. Vergr.: 10f.
„ 2. Drüse in natürlicher Farbe mit Injektion der Venen. Vergr.: 1½ f.
„ 3. Übersichtsbild. Querschnitt durch eine Drüse.
„ 4. Dasselbe wie Fig. 3 mit venöser Injektion. i = Injektionsmasse in den Bluträumen. Vergr.: 28 f.
„ 5. Tangentialschnitt durch die Kapsel. Oc. 6, Ap. 2 mm. n = Kerne glatter Muskelzellen; f = Fibrillen derselben.
„ 6. Retikulum des Blutraumes. Ausgepinselter Rasiermesserschnitt. Oc. 8, Obj. 16 mm.
„ 7. Retikulum des Blutraumes. Oc. 6, Ap. 2 mm. Nähere Bezeichnung s. Text S. 22 u. f.
„ 8. Elastische Fasern der Drüse, gefärbt nach Weigert. ef = Elastische Fasern.
„ 9. Lymphoides Gewebe. Oc. 4, Ap. 2 mm. rs = Retikulumzellen.
„ 10. Retikulum der Drüsen, dargestellt mit Mallory'schem Hämatoxylin. Oc. 4, Obj. 16 mm.
„ 11. Partie aus Fig. 10 bei starker Vergrösserung. Oc. 4, Obj. 4 mm.
„ 12. Balkenvenen und Venenlakunen. Leitz Oc. 3, Obj. 3.
„ 13. Arterien und Venenlakunen nach arterieller Injektion. Oc. 4, Obj. 16 mm
„ 14. Übergang einer arteriellen Kapillare in das lymphoide Gewebe. Arterielle Injektion. Oc. 4, Obj. 4 mm.
„ 15. Übergang einer Venenlakune in eine Kapselvene. Oc. 6, Obj. 16 mm.
„ 16. Wandpartie einer Venenlakune; die punktierte Stelle von Fig 15 bei stärkerer Vergrösserung. Oc. 6, Obj. 4 mm.
„ 17. Kommunikation zwischen Venenlakune und Blutraum. Oc. 6, Obj. 4 mm. gw = Grenzwand zwischen beiden.
„ 18. Venenlakune und Blutstrasse mit arterieller Injektion. Oc. 4, Obj. 4 mm.
„ 19. Übergang einer Vene in lymphoides Gewebe (venöse Injektion). Oc. 4, Obj. 4 mm.
„ 20. I—III. Blutstrasse im lymphoiden Gewebe (venöse Injektion). Oc. 4, Obj. 4 mm. 3 aufeinanderfolgende Serienschnitte.
„ 21. Direkte Einmündung einer arteriellen Kapillare in eine Venenlakune. (Arterielle Injektion). Oc. 4, Obj. 4 mm.
„ 22. I—II. Übergang einer arteriellen Kapillare in lymphoides Gewebe. (Arterielle Injektion.) Oc. 4, Obj. 4 mm. 2 aufeinanderfolgende Serienschnitte.
„ 23 Dasselbe wie Fig. 22. Oc. 4, Obj. 4 mm.
„ 24. Dasselbe wie Fig. 22. Oc. 4. Obj. 4 mm.
„ 25. Kommunikationen zwischen Venenlakune und Blutraum (venöse Injektion). Oc. 6, Obj. 4 mm.
„ 26. Rattendrüse; Übersichtsbild.

Fig. 27. Rattendrüse; Übergang einer arteriellen Kapillare in einen Blutkanal (bs). Leitz Oc. 1, Obj. 5.

" 28. Rattendrüse; Übergang eines Blutkanals in eine Vene. Leitz Oc. 1, Obj. 5.

" 29. Rattendrüse; Querschnitt eines Blutkanals. Oc. 6, Obj. 4 mm. en = Endothelzellen.

" 30. Rattendrüse; Tangentialschnitt eines Blutkanals. Leitz Oc. 1, Obj. 7. en = Endothelzellen; lu = Lumen.

" 31. Kapillarhülse aus der Igelmilz. Oc. 4, Obj, 4 mm.

" 32. Rattendrüse; Retikulum der Bluträume. Oc. 6, Obj. 2 mm. ph = Phagozyten.

" 33. Schafdrüse; Flächenbild einer Grenzwand zwischen Venenlakune und Blutraum. Oppel'sche Silbermethode. Oc. 6, Obj. 4 mm. Nähere Bezeichnung im Text S. 47.

" 34. Kaninchenmilz; Hühnerbluttransfusion; 15 Sek. nach Beginn derselben eingelegt. Leitz Oc. 4, Obj. 3. mk_1 u. mk_2 = Milzknötchen; kr_1 u. kr_2 = Randzone derselben; gkr = gemeinsame Randzone; ms = Milzsinus.

" 35. Die bezeichnete Stelle der Fig. 34 bei starker Vergrösserung. Oc. 4, Obj. 4 mm. Bezeichnung wie oben; ve = Hühnerblutkörperchen.

Die Riechzellen des Flussneunauges (Petromyzon fluviatilis L.).[1])

Von

Professor Dr. med. **E. Ballowitz**

an der Königlichen Universität Münster i. W.

Hierzu Tafel VI.

Die Riechschleimhaut und insbesondere die Riechzellen der Neunaugen sind des öfteren untersucht worden, aber mit einander sehr widersprechenden Resultaten.

In folgendem gebe ich einen kurzen historischen Überblick, indem ich an dieser Stelle nur die Literatur über die Riechschleimhaut der Cyclostomata berücksichtige.

Langerhans[2]) ist der erste gewesen, welcher bei seinen Studien über diese niederen Fische auch ihr Geruchsorgan in den Kreis seiner Untersuchungen zog. Er fand, dass das eigentliche Riechepithel bei Petromyzon Planeri ein einschichtiges, hohes Zylinderepithel ist und sich aus zwei Zellenformen zusammensetzt. Die eine Zellenform stellt hohe, schmale, mehr zylindrische Zellen dar, welche mit leicht gezähnelter Grundfläche dem Bindegewebe aufsitzen, an ihrer freien Oberfläche aber mit ziemlich langen Flimmerhaaren bedeckt sind. Die zweite Zellenart befindet sich zwischen der anderen, ist kleiner als diese und geht gegen das Bindegewebe hin in einen feinen Fortsatz aus, welcher oft kurz abbricht. „Nach oben zu wendet sich ein etwas stärkerer Fortsatz, erreicht die obere Grenze des Epithels, zeigt hier eine

---

[1]) Präparate der Riechzellen von Petromyzon wurden auf der 18. Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Jena demonstriert. Siehe die Verhandl. der anatomischen Gesellschaft auf der 18. Versammlung in Jena vom 18.—21. April 1904, Demonstrationsbericht S. 177. Vgl. auch die Diskussion zu dem Vortrag von Lubosch: Über den Bau und die Entwicklung des Geruchsorgans von Petromyzon. Dieselben Verhandlungen S. 75 und ff.

Siehe ferner meinen Bericht „Über den Bau des Geruchsorgans der Cyclostomata“. Sitzungsbericht der Königl. Preussischen Akademie der Wissensch. zu Berlin. Sitzung der physik.-mathem. Klasse vom 14. April 1904.

[2]) P. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Bericht über die Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Breisgau. Bd. VI, 1876, Heft 3.

kleine Anschwellung und ist mit einigen kurzen, starren Haaren besetzt, welche sich durch ihre geringe Länge, ihre Starrheit und ihre geringe Anzahl von den Flimmerhaaren sehr prägnant unterscheiden." [1])

Durch die Befunde von Langerhans erhielt auch für die niederen Fische aus der Klasse der Cyclostomata die Lehre von M. Schultze [2]) eine Bestätigung, dass das Riechepithel der Vertebraten sich aus zwei wohl charakterisierten, differenten Zellenformen zusammensetzt, den epithelialen Stützzellen und den eigentlichen Riechzellen; allerdings konnte der direkte Zusammenhang der Riechnerven mit dem feinen Zellfortsatze der Riechzellen noch nicht nachgewiesen werden.

Im Gegensatz zu Langerhans vermochte Foettinger [3]) bei Petromyzon fluviatilis und Planeri nur eine Art von Zellen, nämlich lange zylindrische, mit Flimmerhaaren versehene, aufzufinden; diese sollen allein das Epithel der Regio olfactoria zusammensetzen und sämtlich Riechzellen darstellen.

Auch Exner [4]), welcher von vornherein der Lehre M. Schultzes entgegengetreten war, kam zu Ergebnissen, welche mit denen Foettingers übereinstimmen. Das Riechepithel von Petromyzon fluviatilis und Ammocoetes besteht nach Exner aus Zellen der allerverschiedensten Form, von denen manche sich im Aussehen den „Epithelzellen", manche den „Riechzellen" Max Schultzes nähern, von denen aber die meisten die den beiden Zellenarten zugesprochenen charakteristischen Eigenschaften nicht haben." [5]) Bei Petromyzon marinus, von welcher

[1]) L. c. pg. 54.

[2]) M. Schultze. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Struktur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbeltieren. Abhandl. der naturforsch. Gesellschaft zu Halle, Bd. VII, 1863.

[3]) A. Foettinger. Recherches sur la structure de l'épidermes des Cyclostomes, et quelques mots sur les cellules olfactives de ces animaux. Bulletins de l'Académie Royale des sciences de Belgique. Quarante-cinquième année. 2. sér. T. 41. Bruxelles 1876, pg. 668.

[4]) S. Exner. Fortgesetzte Studien über die Endigungsweise der Geruchsnerven. 3. Abhandlung. Sitzungsberichte der mathem.-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien. 76. Bd., III. Abt., Jahrg. 1877 pg. 171.

[5]) L. c. pg. 174.

Spezies Exner zwei Exemplare untersuchte, „kommt auch eine kontinuierliche Kette von Zellformen vor, aus dieser kann man aber wegen der Häufigkeit des Vorkommens zwei Formen besonders herausheben.“[1])

Im Jahre 1880 erschienen sodann die wertvollen Studien von G. Retzius[2]) über die Riechschleimhaut von Myxine und Petromyzon. Dieser Forscher untersuchte besonders die durch Einwirkung von Osmiumsäure isolierten Elemente der Riechschleimhaut und betont, dass nach Behandlung mit schwachen Lösungen von Kalium und Ammonium bichromicum oder Chromsäure die Zellen zwar ohne Schwierigkeit isoliert werden können, aber durch die letztere Behandlung oft sehr verunstaltet werden und keine genaue Vorstellung von ihrer wahren Gestalt mehr zu geben imstande sind. Dadurch erkläre sich, dass Exner[3]), welcher mit derartigen Reagentien arbeitete und wahrscheinlich beide Zellenarten schon vor sich gehabt hat, in seinen Präparaten nur verunstaltete Elemente erhielt und kein klares Bild von ihrer normalen Form erlangen konnte.

Bei Myxine sowohl wie bei Petromyzon stellte Retzius in der Riechschleimhaut zwei verschiedene Grundformen von Zellen fest, nämlich „indifferente“, eigentliche Epithelzellen (Stütz- oder Isolierzellen) und eine zweite Art von Zellen, die wahrscheinlich mit den Riechnervenendigungen verbunden sind und die wahren Riechzellen darstellen.

Bei Petromyzon sind die ersteren lang ausgezogene, stabförmige Gebilde, „welche die ganze Höhe des Riechepithels einnehmen und an ihrer freien Oberfläche einen Besatz von feinen, nicht besonders langen, im allgemeinen nicht starren, sondern etwas wellenförmig gebogenen Flimmerhaaren besitzen“; ihr unteres Ende sitzt mit einer fussartigen Verbreiterung der Bindegewebsschicht auf.

Die andere Zellenform, die der Riechzellen, ist dadurch ausgezeichnet, dass sie einen viel kürzeren, lang gestreckt birnförmigen Zellenleib aufweist, den Kern infolgedessen viel höher

---

[1]) L. c. pg. 180.

[2]) G. Retzius. Das Riechepithel der Cyclostomen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrgang 1880, pg. 9.

[3]) Exner benutzte zur Isolierung Ammonium bichromicum.

trägt und dass sie nach unten hin in eine dünne, variköse Faser ausläuft. Ihr oberes, abgerundetes oder etwas zugespitztes Ende reicht bis zur Oberfläche des Epithels und präsentiert sich an den isolierten Zellen nackt ohne allen Anhang. Nur einmal fand Retzius einen bürstenartigen Besatz von vier kurzen, starren, ganz geraden, voneinander divergierenden Härchen, welche er in Fig. 11 seiner Tafel III abgebildet hat. Ob nun solche Bürsten normal sind, in der Regel aber bei der Präparation abfallen, lässt der Autor unentschieden, glaubt indessen Flimmerhaare diesen Zellen bestimmt absprechen zu können.

Der allerwichtigste Charakter dieser Riechzellen ist ihr unteres Ende, der feine variköse Ausläufer. Dieser reisst bei den Isolierungsversuchen fast immer in der Nähe des Zellenleibes ab, sodass man hier nur eine kurze Faser findet. Einen wirklichen Zusammenhang dieser Ausläufer mit Nervenfasern darzulegen, glückte nicht.

Am Schlusse seiner Abhandlung gesteht Retzius ein, dass er selbst sich auch ziemlich lange in Unsicherheit betreffs der wahren Riechzellen befunden habe, bis er bei ganz guter Erhärtung dann eine Menge überzeugender Bilder erhielt. „Im Allgemeinen scheinen (bei Petromyzon) doch“ — heisst es l. c. pg. 21 — „die eigentlichen Epithelzellen zu überwiegen; die Riechzellen liegen zwischen ihnen eingestreut, möglicherweise sind sie dabei stellenweise spärlich vorhanden. Infolge des reichlichen Flimmerbesatzes der Epithelzellen ist es sehr schwierig, durch eine Ansicht von der Oberfläche her eine Auffassung von der relativen Anzahl und der Anordnung der Riechzellen zu erhalten. Ebenfalls möchte ich zugeben, dass bei Petromyzon die Gestalt der beiden Zellenarten nicht so auffallend voneinander verschieden ist, wie bei den anderen Wirbeltieren und auch bei Myxine. Wirkliche Übergangsformen zwischen Riechzellen und den Epithelzellen finden sich aber meiner Meinung nach gewiss nicht.“

Bei Myxine entbehren nach Retzius die langen, schmalen, mit Auszackungen versehenen Stützzellen des Flimmerbesatzes; die Riechzellen sind feiner ausgezogene, mehr spindelförmige Gebilde, deren Oberfläche gleichfalls frei von Härchen ist; nur ein einziges Mal sah Retzius hier „einen kleinen, bürstenförmigen Anhang.“

In einer späteren Mitteilung[1]) beschreibt G. Retzius eine ausgedehnte Färbung der Elemente des Riechepithels von Myxine glutinosa, welche er vermittelst der Golgi'schen Methode erhielt. In diesen Präparaten zogen die sehr feinen zentralen Fortsätze der an der freien Oberfläche glatten Riechzellen als feine variköse Fasern in das unterliegende Bindegewebe hinab, um als Nervenfasern den Weg nach dem Gehirn hin einzuschlagen.[2])

Damit wurde auch für diesen auf niederer Stufe stehenden Fisch der direkte Zusammenhang der Riechzellen mit den Olfactoriusfasern erwiesen. Es ordnen sich also auch bei diesem Tier die Riechzellen der schon früher von van Gehuchten[3]) und Retzius[4]) geäusserten Ansicht unter, dass sie im Riechepithel gelagerte Nervenzellen darstellen, welche die Olfactoriusfasern als ihre centripetalwärts ziehenden Fortsätze gegen das Gehirn hin entsenden.

In der zitierten Abhandlung betont Retzius noch, dass bei den Cyclostomen in der Riechschleimhaut gar keine Art von „Knospenbildung" nachgewiesen werden kann.

---

[1]) G. Retzius. Kleinere Mitteilungen von dem Gebiete der Nervenhistologie. III. Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. In: Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. IV, No. 8. Stockholm. 1892, pg. 62, Fig. 1 auf Tafel XVIII.

[2]) Herr Professor G. Retzius hatte die grosse Liebenswürdigkeit, mich nachträglich auf eine Angabe aufmerksam zu machen, welche er über die Nervenendigungen im Geruchsorgan von Ammocoetes in seiner Abhandlung: „Zur Frage von der Endigungsweise der peripherischen sensiblen Nerven", Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. VIII, 1898, gemacht hat und welche mir entgangen war, da ich unter dem Titel keine Mitteilung über Riechzellen vermutete. Die betreffende Notiz über die Riechzellen von Ammocoetes lautet (l. c. pg. 116): „Diese Riechzellen zeigen die bei anderen Tieren gewöhnlichen Formen — das periphere Ende ist indessen in der Regel lang und nicht selten breit — und tragen an ihrer Oberfläche je ein Büschel körniger Fäden, die ich mit den Dendritenfortsätzen der Nervenzellen (a. a. O.) verglichen habe. In derselben Figur (Fig. 3 auf Tafel XXX) sind auch zwei Stützzellen als gefärbt wiedergegeben." Die betreffende Fig. 3 stellt einen Schnitt durch ein Golgi-Präparat von Ammocoetes dar, in welchem zehn Riechzellen mit ihren Nerven imprägniert sind und an ihrer freien Oberfläche 3—4 körnige Fäden zeigen.

[3]) Van Gehuchten et Martin. Le bulbe olfactiv chez quelques mammifères, La Cellule 1891. Zitiert nach Disse. Riechschleimhaut und Nerven bei den Wirbeltieren. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, XI. Bd., 1901, Wiesbaden 1902, pg. 411.

[4]) G. Retzius. Die Endigungsweise der Riechnerven. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. III, No. 3, Stockholm 1892.

Schliesslich muss noch die Abhandlung von Pogojeff[1]) erwähnt werden, welcher Petromyzon fluviatilis nach Schnitt- und Zupfpräparaten untersuchte, der (1880) vorangegangenen Veröffentlichungen von G. Retzius aber mit keinem Worte gedenkt.

Aus den ziemlich unklaren Angaben Pogojeffs, denen nur sehr unvollkommene Abbildungen beigegeben sind, sei nur das Folgende hervorgehoben.

Pogojeff unterscheidet zwei verschiedene Arten von Geruchszellen, von denen die eine in der Mehrzahl vorkommende Art an ihrem freien Ende ein einzelnes „langes, glänzendes, oft gekrümmtes Härchen“ tragen soll. Dieses Härchen soll aus einer „ziemlich dicken Walze“ hervorkommen, die ihrerseits wieder „einer Art Kappe“ angehört, zu welcher das obere freie, vom Körper der Zelle etwas abgeschnürte Ende umgeformt ist, und welche sich nicht selten gänzlich von der Zelle ablöst. „Mittelst starker Vergrösserungen kann konstatiert werden, dass der Körper dieser Geruchszellen eine Längsstreifung aufweist.“ „An gelungenen Präparaten und besonders nach der Färbung mit Saffranin konnte im Innern der Zelle ein feines, stäbchenförmiges Gebilde wahrgenommen werden, welches dem Aussehen nach grosse Ähnlichkeit mit den Geruchshärchen aufweist. Dieses Stäbchen oder Fädchen macht eine Biegung um den Kern und verlässt die Zelle an ihrem peripherischen Ende; die Länge des Stäbchens wechselt, zuweilen unterbricht es sogar seinen Verlauf, um darauf wieder in derselben Richtung zu erscheinen. Die vorliegenden Tatsachen lassen vermuten, dass dieses Gebilde nichts anderes als ein Nervenfädchen sei, welches in die Zelle eingedrungen, in derselben verläuft und sie darauf in der Form eines peripherischen Fortsatzes (des Härchens) verlässt.“ L. c. pg. 8.

„Die zweite Art der Geruchszellen wird beim Neunauge nur in sehr geringer Anzahl“ angetroffen und ist bedeutend kleiner als die erste. „Es sind gerade Zylinder, welche am Ende der Zelle wieder in eine Verengerung übergehen, woraus ein Nervenfortsatz entspringt.“ Es gelang nicht, den direkten Zusammenhang dieser Zellen mit den Geruchsnerven zu beobachten. L. c. pg. 9: „Am peripherischen Teil haben diese Zellen eine Einschnürung wie bei den Zellen der ersten Art und am äussersten

[1]) L. Pogojeff. Über die feinere Struktur des Geruchsorganes des Neunauges. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 31, 1888, pg. 1, Tafel I.

Ende der Zelle befindet sich ein ganzes Bündelchen kurzer, feiner Geruchshärchen." „Die Zellensubstanz zeigt auch eine längs verlaufende Streifung, welche in die peripherischen Härchen überzugehen scheint."

Scharf ausgesprochene Übergangsformen zwischen diesen beiden Arten von Riechzellen sind Pogojeff nicht begegnet und hat dieser Autor daher „die feste Überzeugung" gewonnen, dass es sich in ihnen um zwei ganz unabhängige Bildungen handelt.

Eigene Untersuchungen.

Das Material entnahm ich erwachsenen Exemplaren von Petromyzon fluviatilis L., welche ich lebend zum Teil direkt aus der Ostsee während eines Aufenthalts in Carlshagen auf Usedom im August und September 1901 erhielt, zum Teil mir aus der Oder frisch gefangen schicken liess. Die meisten der unten mitgeteilten Tatsachen wurden von mir schon damals in Carlshagen festgestellt.

Zur Untersuchung des aus dem frisch getöteten Tiere herauspräparierten Geruchsorgans und seiner Riechschleimhaut kamen hauptsächlich drei Verfahren zur Anwendung:

1. Mazeration und Isolierung der Epithelelemente.
2. Fixierung durch Sublimat, Eisessig-Sublimat (5 Teile Acid. acet. glaciale auf 100 Teile in der Wärme gesättigte, wässerige Sublimatlösung), Alcohol absol. und Flemming'sche Lösung, Einbettung in Paraffin, Tinktion der vermittelst destillierten Wassers aufgeklebten Serienschnitte mit verschiedenen Farbstoffen, insbesondere Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.
3. Imprägnation mit Silberchromat nach der von Ramón y Cajal modifizierten Golgi'schen Methode.

Alle drei Methoden ergaben sehr bemerkenswerte Resultate.

Die wichtigsten Ergebnisse erhielt ich durch Mazeration und Isolierung. In den Mazerationsflüssigkeiten dürfen die kleinen Stücke nicht zu lange liegen, nach 1 bis 2 Tagen Mazerationsdauer erhält man gewöhnlich die besten Präparate.

Zunächst kann ich das Hauptergebnis der Untersuchungen von G. Retzius aus dem Jahre 1880 durchaus bestätigen, dass nämlich das Epithel der Regio olfactoria von Petromyzon von zwei scharf charakterisierten Zellformen, den Stützzellen und den

Riechzellen, gebildet wird; auch ich habe zwischen beiden Zellformen keine eklatanten Übergänge finden können.

In Betreff der flimmernden Stützzellen vermag ich den Retzius'schen Angaben wesentliches nicht hinzuzufügen. An anderer Stelle werde ich auf diese Elemente noch einmal zurückkommen. Hier sei nur hervorgehoben, dass man an den isolierten Elementen die stäbchenartigen Fussstücke der Flimmerhaare gut erkennt, dass es mir aber nicht gelungen ist, diese Fussstücke in den Schnittpräparaten mit Eisenhämatoxylin spezifisch zu färben.

Die Riechzellen (siehe die Tafel VI) sind in ihrem Zellenleib wesentlich kürzer als die Stütz- resp. Isolierzellen und bestehen aus zwei differenten Teilen, einem peripherischen, kernhaltigen Protoplasmakörper und einem zentralen Nervenfortsatz.

Der letztere lässt sich auf längere Strecken im Zusammenhang mit seiner Zelle isolieren (Fig. 1—7). Er ist sehr fein, oft unregelmässig hin und her gebogen, flottierend und mit unregelmässig gestellten Varikositäten versehen. Das peripherische Ende des Nervenfortsatzes geht kontinuierlich aus einer kleinen kegelförmigen Spitze hervor, welche ich am zentralen Ende des Protoplasmakörpers stets vorfand. Die Lage dieses Konus am hinteren Ende des Protoplasmaleibes ist zentral, einige wenige Male fand ich sie aber auch exzentrisch, wie in Fig. 2 dargestellt. Nur in seltenen Fällen war der Konus länger ausgezogen. Der variköse Nervenfaden war oft recht lang und dann wohl in seinem ganzen intraepithelialen Verlaufe erhalten.

In guten Mazerationen, in denen die Elemente der Riechschleimhaut in dünner Lage noch mehr im Zusammenhang geblieben waren, konnte ich feststellen, dass die Nervenfortsätze der Riechzellen nicht direkt senkrecht durch das Epithel hindurch laufen, um nach Durchtritt durch die darunter gelegene, schon von G. Retzius gesehene punktierte Membran subepithelial weiter zu ziehen; vielmehr fand ich, dass die Nervenfortsätze oft zwischen den basalen, lockerer gestellten Teilen der Stützzellen umbiegen und grössere Strecken zwischen ihnen verlaufen, um erst dann subepithelial zu werden. Feine, lange, variköse Fasern im Zusammenhang mit den Riechzellen traf ich in solchen Präparaten daher oft in grösserer Zahl zwischen den

basalen Enden der Stützzellen an. Offenbar hatte hier der Übergang des Nervenfortsatzes der Riechzellen in die sogenannten Olfactoriusfasern selbst schon stattgefunden, sodass ich den direkten Zusammenhang beider Bildungen schon durch Mazeration nachweisen konnte.

Dieser Zusammenhang wird sehr eklatant in den Golgi-Präparaten (Fig. 11), die mir ganz ähnliche Bilder geben, wie sie G. Retzius für Myxine dargestellt hat. Der variköse Nervenfortsatz der Riechzelle geht hier unter leichten Schlängelungen und Biegungen durch das Epithel, um dann, oft unter knieförmiger, fast rechtwinkeliger Umbiegung in die Olfactoriusfaser überzutreten, welche letztere sich meist auf längere Strecken hin verfolgen liess; eine Verzweigung konnte an ihr nicht wahrgenommen werden. In den Golgi-Präparaten ist auch der Ursprungskonus des varikösen Fadens stets deutlich, und zeigt dasselbe Aussehen, wie in den Mazerationen.

Auch in den senkrecht zur Oberfläche geschnittenen Präparaten von mit Eisessigsublimat fixiertem und mit Eisenhämatoxylin gefärbtem Material ist der Nervenfortsatz der Riechzellen zu sehen, aber nur eine kurze Strecke und zwar ganz in der Nähe der Zellen selbst. In Fig. 10 sieht man den feinen Faden aus seinem Konus hervorkommen und eine Strecke weit, oft unter Schlängelungen, nach unten ziehen.

Der periphерische Protoplasmakörper der Riechzellen ist meist langgestreckt und endet unten mit einer bauchigen Erweiterung, welche stets den grossen, ovalen oder ellipsoiden, mit gewöhnlich einem grossen, kugelrunden Kernkörperchen versehenen Kern beherbergt. (In den Fig. 1—7, welche nach Mazerationspräparaten gezeichnet wurden, ist das Kerngerüst nicht angegeben, um den Kern als hellen Fleck deutlicher als er im Präparat erscheint, hervortreten zu lassen.) Der Kern wird seitlich und unten gewöhnlich nur von einer dünnen Protoplasmalage bedeckt, die unterhalb des Kernes in den oben erwähnten, den Nervenfortsatz tragenden Konus ausläuft. Eine zweite nicht so starke bauchige Anschwellung findet sich dann meist noch oberhalb in einiger Entfernung von dem freien Zellende; die beiden Anschwellungen werden durch eine schwache Einschnürung getrennt (Fig. 1, 2, 5—7). Nicht selten fehlen aber auch die obere Anschwellung und die Einschnürung oder sind nur eben

angedeutet, sodass der oberhalb des Kernes gelegene Zellteil mehr zylindrisch oder stiftartig aussieht (Fig. 3 und 4).

Mit Bezug auf die Körperform der Riechzellen ergaben alle drei Methoden die gleichen Bilder, wie ein Vergleich der Mazerationen (Fig. 1—7) mit dem Schnittbild (Fig. 10) und dem Golgi-Präparat (Fig. 11) zeigt.

Besonders instruktiv waren die mit Eisessigsublimat fixierten, vermittels Eisenhämatoxylin tingierten Präparate (Fig. 10). Wenn man vorsichtig entfärbt, so erhält man konstant eine ganz spezifische prachtvolle Sonderfärbung der Riechzellen, welche letzteren als intensiv blauschwarze Gebilde sehr deutlich hervortreten, wenigstens mit ihrem Protoplasmakörper; der Nervenfortsatz ist, wie oben schon hervorgehoben, nur in seinem peripherischen Abschnitt erkennbar. Die Färbung ist so bestimmt, dass sie fast mit der Golgi-Färbung konkurrieren kann (vrgl. Fig. 10 und 11), bietet vor der letzteren aber den grossen Vorteil, dass bei richtiger Anwendung die sämtlichen Riechzellen gefärbt werden. In der Fig. 10 sind übrigens vier Riechzellen nicht ganz in den Schnitt gefallen; in drei angeschnittenen Zellen ist der untere Zellbauch, in der vierten das peripherische Ende nicht mehr mitgekommen.

Auf dem Querschnitt erscheinen die Protoplasmakörper der Zellen nicht rundlich, sondern unregelmässig eckig, wie Fig. 9 demonstriert. Diese Figur stellt einen sehr flachen Schrägschnitt durch die peripherische Schicht des Riechepithels von einem mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparate dar. Rechts ist die tiefere Stelle des Schnittes, an welcher schon die kernführenden bauchigen Anschwellungen von drei kürzeren Riechzellen getroffen sind. Man erkennt bei der etwas ungleich ausgefallenen spezifischen Färbung der Riechzellen eine Mosaik von unregelmässig vier- bis sechseckigen dunklen Feldern, von denen ein jedes den Querschnitt durch eine Riechzelle repräsentiert. Auch an dem ganz frischen, nicht gefärbten Präparat ist bei Flächenansicht diese Felderung zu sehen.

Die Länge der Zellkörper variiert, wie ein Blick auf die Fig. 1—7, 8, 10 und 11 sofort zeigt. Nur einmal fiel mir eine isolierte Riechzelle auf, welche abnorm lang war und wahrscheinlich die ganze Dicke des Riechepithels durchsetzt hatte.

Infolgedessen lag der Ursprungskonus des Nervenfortsatzes auch nicht an ihrem unteren Ende, sondern ganz seitlich unten, und der Nervenfortsatz ging seitlich davon ab. Gewöhnlich aber überschreitet das untere Ende des Riechzellenkörpers die Mitte der Epitheldicke nur wenig oder bleibt auch dahinter zurück. Nicht selten sind besonders kurze Elemente (vgl. Fig. 4 und 11), deren dann nur einfache bauchige Anschwellung dicker als gewöhnlich erscheinen kann, als hätte sich das Protoplasma mehr gegen die Peripherie hin konzentriert.

Das peripherische, frei die Oberfläche der Schleimhaut erreichende Zellenende war in den Mazerationspräparaten gewöhnlich leicht köpfchenartig verdickt und setzte sich auch oft durch eine schwache halsartige Einschnürung von dem übrigen Zellkörper ab. Die Oberfläche dieses Köpfchens war meist gewölbt oder auch leicht kegelartig vorspringend, sie sah aus, wie etwas hervorgequollen. Viel seltener war die Oberfläche eben, es wurde aber beobachtet. Erwähnt muss auch werden, dass die Protoplasmastruktur dieses kopfartigen Teiles nicht so grobkörnig erscheint, wie im übrigen Zellkörper; auch ist das ganze Köpfchen stärker lichtbrechend.

Die köpfchenartige Verdickung war auch in den gut fixierten Schnittpräparaten von Sublimatmaterial stets festzustellen (vgl. Fig. 10). Sie überragt hier abgerundet das noch zu schildernde Schlussleistensystem. Diese Köpfchen machten in den Schnittpräparaten anfangs den Eindruck auf mich, als seien sie infolge der Behandlung hervorgequollene Protoplasmapfröpfe. In der Tat kann hier das Protoplasma sowohl der Riechzellen, wie auch der Stützzellen bei ungeeigneter Behandlung leicht hervorquellen: bei schlechter Fixierung habe ich oft gesehen, dass langgestielte Pfröpfe und Blasen hervorgequollen waren und eine sehr unregelmässige Oberfläche erzeugt hatten. Trotzdem sind diese kleinen Köpfchen keine Kunstprodukte, da ich sie auch an der lebenden, noch flimmernden Schleimhaut bei Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung gesehen habe; aber auch hier quillt das Protoplasma bald oft blasenartig hervor, sodass die Köpfe unnatürlich vergrössert werden, wenn die Untersuchung sich zu lange ausdehnt und die Kochsalzlösung einige Zeit einwirkt. Es scheint, dass die freie Oberfläche der Riechzellen ihre gegen Reagentien empfindlichste Stelle ist.

Eine für die Riechzellen bedeutsame Struktureigentümlichkeit findet sich an der freien Oberfläche ihres Köpfchens: das ist ein dichter Besatz von langen, feinen Cilien (Fig. 1—7). Ich zählte deutlich zehn bis zwölf Härchen an einem Köpfchen; es ist sehr wohl möglich, dass noch mehr vorhanden sind. Diese Härchen machen nun in den Mazerationspräparaten durchaus nicht den Eindruck von starren Gebilden und unterscheiden sich nur wenig von den Cilien der Stützzellen. Wie diese, sind sie in den Mazerationen oft hin und her gebogen, bisweilen in einer Richtung (Fig. 2), und flottieren, ferner sehen sie glatt und gleichförmig aus, ohne Körncheneinlagerung. Dagegen erreichen sie nicht die Länge der Flimmerhaare der Stützzellen, bleiben aber, soweit sich das bestimmen lässt, nicht viel hinter deren Länge zurück. Alles in allem machen sie in den Mazerationen den Eindruck von gewöhnlichen Flimmerhaaren, und ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie im Leben in der Tat flimmern, was mit Bezug auf die jetzt herrschende Auffassung, wonach die Riechzellen peripherische Ganglienzellen sind, gewiss von Interesse und Bedeutung wäre. Ich habe mich indessen durch Untersuchung des lebenden Objekts bis jetzt vergeblich bemüht, diese Frage zu entscheiden. Die Schwierigkeit liegt darin, dass die Stützzellen lebhaft flimmern. Ist die Flimmerung der Schleimhautoberfläche in vollem Gange, so sieht man nur einen einzigen Flimmerstrom, der keine Entscheidung zulässt. Nimmt die Flimmerung ab und erlischt sie allmählich, so wirkt für die Untersuchung der Umstand günstig mit, dass die hervorragenden Köpfchen die Riechzellen markieren und ihre Härchen bei starker Vergrösserung erkennen und unterscheiden lassen. Ich habe dann sehr oft die Härchen in vollkommener Ruhe gesehen; sie ragten dabei häufig zwischen die nur noch matt schlagenden Flimmerhaare der benachbarten Stützzellen divergierend hinein. Die Härchen waren an dem lebenden Objekt weniger gebogen, mehr gerade gestreckt, als in den Mazerationen, sahen aber sonst genau ebenso aus, wie in den Mazerationen. Des öfteren schienen mir aber auch die Härchen der Riechzellen in Bewegung zu sein, wobei indessen bei der Dicke des lebend untersuchten Objektes und bei dem nahen Beisammenstehen von Riech- und Stützzellen nicht auszuschliessen war, dass diese Bewegung eine passive, durch den Cilienschlag der benachbarten Stützzellen

bedingte gewesen sein konnte. Ich vermag daher diese Frage vorläufig noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Die Stellen, an welchen ein jedes Härchen am Köpfchen der Riechzelle eingepflanzt ist, tritt als dunkles, stark lichtbrechendes Pünktchen hervor. Fallen die Härchen ab, so bleiben die Pünktchen wohl meist erhalten und bezeichnen am Köpfchen die Stellen, wo je ein Härchen sass. Die Figuren 5—7 zeigen die Fusspünktchen am Kopf bei nur noch wenigen erhaltenen Cilien. Ich glaube nun, dass es sich hier um kleine „Fussstücke" der Härchen handelt, deren jedem ein Härchen aufsitzt, ganz ebenso wie das einzelne Flimmerhaar von einem basalen Fussstück getragen wird. Die Fussstücke der eigentlichen Flimmerhaare der Stützzellen sind aber wesentlich länger, deutlicher und mehr stäbchenartig. Auch in den Eisenhämatoxylin-Präparaten (Fig. 9 und 10) treten die Fusspünktchen der Riechhaare bei einem bestimmten Grade der Entfärbung gut hervor. In Fig. 10 sieht man sie an den meisten helleren Köpfchen, während die Härchen selbst nicht mehr erkennbar sind. Auch bei Flächenansicht der Köpfchen treten sie in die Erscheinung, wie auf der linken Seite des Flächenschnittes der Fig. 9 an drei Stellen zu sehen ist.

Die Härchen der Riechzellen sind nun sehr zart und gehen leicht verloren. In guten frischen Mazerationen vermisst man sie kaum an einer einzigen Riechzelle. Besonders empfindlich und zart scheinen die peripherischen Enden zu sein, während die basalen Teile einen ein wenig resistenteren Eindruck machen. Die letzteren trifft man daher nicht selten als kürzere, mehr gerade, anscheinend steifere, borsten- oder stiftartige Gebilde an den Köpfchen an. Ihre Zahl ist dabei auch reduziert, jedenfalls, weil eine mehr oder weniger grosse Zahl der Härchen an den Fusspünktchen schon abgebrochen ist, wie die sitzen gebliebenen Fusspünktchen beweisen. Die Figuren 5—7 liefern hierfür Beläge. In Fig. 5 und 7 ist die Zahl und Länge der Härchen reduziert, in Fig. 7 ist nur noch ein einziges kurzes Stiftchen stehen geblieben. In Fig. 6 hat sich zwar die ursprüngliche Länge der Cilien noch ziemlich erhalten, ihre Zahl ist aber bis auf zwei reduziert. Alle drei Köpfchen zeigen zwischen den erhaltenen Cilien zahlreiche Fusspünktchen, die Ansatzstellen der abgefallenen übrigen Härchen. Solche schon verletzten Präparate

hat offenbar Langerhans vor sich gehabt, indem er von „einigen kurzen, starren Haaren“ spricht, „welche sich durch hier geringe Länge, ihre Starrheit und ihre geringe Anzahl von den Flimmerhaaren sehr prägnant unterscheiden.“ Schliesslich können sämtliche Härchen verloren gehen. Der Grad der Konservierung hängt von der Güte und der Dauer der Mazeration ab. Je älter die Mazerationen werden, je schlechter sie sind, um so häufiger stösst man auf die geschilderte Reduktion des Härchenbesatzes, bis man schliesslich fast nur noch ganz nackte Köpfchen vorfindet.

Nach den obigen Befunden in den Mazerationen ist mir zweifellos, dass der dichte Besatz mit langen Cilien an den Riechzellen von Petromyzon die Regel ist und dass sich die Variationen in Zahl und Länge der Cilien in der angegebenen Weise erklären. Dass diese meine Erklärung zutrifft, beweisen wohl mit Sicherheit die nach Verlust der Härchen stehen bleibenden Fusspünktchen. Damit soll aber nicht in Abrede gestellt werden, dass die Zahl der Härchen an den einzelnen Zellen innerhalb geringer Grenzen normalerweise schwanken kann.

Die Darstellung des Härchenbesatzes der Riechzellen ist mir auch in den Golgi-Präparaten oft gelungen (Fig. 11). Die Härchen sind auch hier fast immer in der Mehrzahl, bis ca. zehn Stück auf einer Zelle, imprägniert. Zu erwähnen ist, dass die Imprägnation der Riechhärchen weit häufiger und regelmässiger eintrat, als diejenige der Flimmerhaare der Stützzellen; obwohl die Stützzellen sehr oft imprägniert waren, war die Färbung ihrer Flimmerhaare nur sehr ausnahmsweise erfolgt. Im Verhältnis zu der grossen Zahl der sich färbenden Riechzellen gelang die Darstellung ihrer Härchen aber nur an relativ sehr wenigen Zellen, da sich die Imprägnation der Riechzellen meist in Zusammenhang mit Niederschlägen an der Oberfläche der Schleimhaut setzte, wodurch die Erkennung der Härchen unmöglich wurde.

In den mit Sublimat und Eisessigsublimat fixierten Schnitten waren die Riechhärchen nur höchst selten und dann auch nur in Andeutungen zu erkennen, mit dieser Methode wäre ihr sicherer Nachweis wohl schwerlich möglich. Auch die Flimmerhaare der Stützzellen, die in Fig. 10 ein wenig schematisiert eingetragen sind, hatten sich in den Sublimatpräparaten meist

schlecht erhalten, waren verklebt und oft undeutlich. Dass dagegen die Fusspünktchen der Riechhaare bei Eisenhämatoxylinfärbung meist gut erkennbar waren (Fig. 9 und 10), ist oben schon hervorgehoben worden.

Nach meinen Befunden ist mithin die Angabe von Pogojeff, dass zwei Arten von Riechzellen existieren, irrig (siehe oben den Literatur-Überblick). Wahrscheinlich sind seine zweite Art von Riechzellen gar keine Riechzellen, sondern mit dünnerem Fuss versehene Flimmerzellen gewesen. Völlig zu verwerfen ist ferner seine Ansicht, dass die Nervenfaser in die Riechzelle eintreten, diese durchziehen und am peripheren Ende als einzelnes Riechhaar wieder herauskommen soll. Ein „feines, stäbchenförmiges Gebilde“ im Innern der Riechzelle habe ich niemals gesehen, wie ich glaube, ist es durch eine stärkere hervortretende Kante der Riechzelle vorgetäuscht worden.

Sein einzelnes Riechhaar ist zweifellos der letzte Rest des dichten, von mir nachgewiesenen Härchenbesatzes an durch Reagentien verunstalteten Riechzellenköpfchen. Auch ein so unvermittelter Ursprung des Nervenfortsatzes am unteren Ende der Riechzellen, wie Pogojeff ihn zeichnet, kommt nicht vor.

Liess mich die Methode der Schnittfärbung mit Eisenhämatoxylin für den Nachweis der Riechhaare im Stich, so gab sie dafür ganz ausgezeichnete Resultate hinsichtlich der Feststellung der Zahl und Anordnung der Riechzellen im Riechepithel. Oben habe ich schon hervorgehoben, dass die Eisenhämatoxylinfärbung bei richtiger Anwendung eine spezifische Tinktion aller Riechzellen ermöglicht.[1]) Dadurch erhielt ich ganz prächtige Übersichtsbilder von der Verteilung der Riechzellen in der Schleimhaut.

Fig. 8 zeigt den 10 μ dicken Querschnitt durch eine Riechkrypte bei schwacher Vergrösserung. Man erkennt die intensiv dunkel gefärbten Protoplasmakörper der Riechzellen, welche parallel nebeneinander und senkrecht zu der Schleimhautoberfläche im Epithel stecken; nur die laterale (in der Figur linke) Wand der Krypte ist frei von ihnen.

[1]) Auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Jena wurden mehrere nach dieser Methode behandelte mikroskopische Präparate der Riechschleimhaut von mir demonstriert. Vgl. den Demonstrationsbericht in den oben zitierten Verhandlungen.

Näheren Aufschluss über ihre Anordnung geben mit Eisenhämatoxylin gefärbte Flächenschnitte durch das Riechepithel. Der flache Schrägschnitt durch das Riechepithel in Fig. 9 zeigt die Querschnitte der Riech- und Stützzellen. Die ersteren sind mehr oder weniger gefärbt, während die Stützzellen entfärbt sind. Man stellt in dieser Mosaik fest, dass die Riechzellen sich niemals mit den Flächen breit berühren, sondern stets durch eine, nicht selten auch durch zwei Stützzellen voneinander isoliert werden. Höchstens stossen sie bisweilen mit den Kanten aneinander. Diese Art der Verteilung lassen auch die senkrecht zur Oberfläche geführten Schnitte (vgl. Fig. 10), wenn auch nicht so übersichtlich, erkennen.

In dem Flächenschnitt der Fig. 9 ist schliesslich noch auf das sehr ausgeprägte System von dicken Schlussleisten hinzuweisen, welches bei der Eisenhämatoxylinfärbung in den Schnitten leicht zur Darstellung kommt. Die Schlussleisten umgeben die peripherischen Enden der Stütz- und Riechzellen, die darin wie in einem derben Gitterwerk stecken; die Köpfchen der Riechzellen überragen dabei die Leisten gegen die freie Schleimhautfläche hin. Ganz links in dem Schnitt der Fig. 9 sind drei vorragende Köpfchen mit den gefärbten Fusspünktchen der Riechhaare gewissermaßen abgekappt, dann folgt nach rechts das Oberflächenbild der Schlussleisten, an welches sich dann noch weiter rechts im Schrägschnitt die tieferen Schichten, wie oben schon beschrieben, anschliessen. Auch in den Schnitten senkrecht zur Schleimhautoberfläche sind die Kittleisten als dunkle Striche resp. Punkte in jedem Präparat stets sehr deutlich (vgl. Fig. 10 bei SL.).

Andeutungen und letzte Reste der Schlussleisten glaube ich auch noch an den isolierten Riechzellen in den Mazerationspräparaten erkannt zu haben. Nicht an allen Köpfchen, aber doch sehr oft, sah ich nämlich an ihrem unteren Teile, genau dort, wo sich im Schnittbilde die Schlussleisten befinden (vgl. die isolierten Zellen der Fig. 1, 4, 5 und 7 mit dem Schnittbild der Fig. 10), am Rande je ein dunkles Pünktchen; bei Gebrauch der Mikrometerschraube liessen sich diese Pünktchen an der Oberfläche des Köpfchens ringsherum zur Vereinigung bringen. Wenn auch die punktförmigen Ansatzstellen der Riechhärchen bis zu dieser Stelle herunterreichen können, so glaube ich doch

dass es sich hier um sitzengebliebene Reste der Schlussleisten handelt, woraus gefolgert werden könnte, dass die Schlussleisten von einer besonderen Substanz, resp. von einer Modifikation der sonst sehr zarten Zellmembran gebildet werden.

Erklärung der Tafel VI.

Fig. 1—7. Isolierte Riechzellen; in Fig. 2 entspringt der Nervenfortsatz abnorm seitlich. In Fig. 1—4 ist das Köpfchen mit zahlreichen, feinen, glatten, unregelmässig hin und her gebogenen, cilienartigen Härchen besetzt. In Fig. 5 und 7 ist das peripherische Ende der Härchen bis auf die steiferen zentralen Teile verschwunden; gleichzeitig ist die Zahl der Härchen durch Abfallen der übrigen in Fig. 5 auf sechs, in Fig. 7 auf eines reduziert. In Fig. 6 hat sich die Länge der Härchen zwar noch ziemlich erhalten, ihre Zahl ist aber auch hier durch Abfallen der übrigen bis auf zwei reduziert. Die Ansatzpünktchen der abgefallenen Härchen sind am Kopfe sitzen geblieben. Zeiss homogene Immersion Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular No. 12.

Fig. 8. Querschnitt durch eine Riechkrypte. Eisessigsublimat, Eisenhämatoxylin. Spezifische Färbung der Riechzellen, deren Protoplasmakörper als schwarze, senkrecht zur Schleimhautoberfläche gestellte Kolben im Riechepithel sichtbar sind. Dem Epithel der lateralen Wand der Riechkrypte (in der Figur links) fehlen die Riechzellen. Der Flimmerhaarbesatz ist bei der schwachen Vergrösserung nicht angegeben. Im Bindegewebe der Mukosa zahlreiche Pigmentzellen. Zeiss A. Ocul. 3.

Fig. 9. Sehr flacher Schrägschnitt durch die oberflächlichste Schicht des Riechepithels. Eisessigsublimat, Eisenhämatoxylin. Die Querschnitte der Riechzellen mehr oder weniger dunkel gefärbt. Mosaik der Riech- und Epithelzellen. Am linken Rande des Schnittes drei abgeschnittene Köpfchen von Riechzellen mit den dunkel gefärbten Ansatzpünktchen der Riechhärchen. Dann folgt nach rechts das Niveau des Schlussleistennetzes. Am rechten Rande des Schnittes sind schon die kernhaltigen Anschwellungen dreier kürzerer Riechzellen getroffen. Zeiss homogene Immersion Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular No. 12.

Fig. 10. Senkrecht zur Oberfläche ausgeführter Schnitt durch das Riechepithel. Eisessigsublimat, Eisenhämatoxylin. Spezifische Färbung der Riechzellen. Vier Riechzellen sind nur angeschnitten, die übrigen der Länge nach getroffen. Im linken Teil des Schnittes ist eine etwas stärkere Entfärbung eingetreten. *SL* = Schlussleisten-

system, überragt von den Köpfchen der Riechzellen. *AF* = faserige Ansatzfüsschen der Stützzellen, deren Kerne bis auf die grossen, intensiv gefärbten Kernkörperchen entfärbt sind. *M* = subepitheliale Membran. *B* = Wandung der subepithelialen Bluträume. Zeiss homogene Immersion Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular No. 12.

Fig. 11. Imprägnation von Riechzellen mit ihrem Nervenfortsatz im Zusammenhang mit den zugehörigen Olfactoriusfasern nach der Golgi'schen Methode; in einer Riechzelle ist die Kerngegend hell geblieben. Teilweise Imprägnation der Härchen an der freien Oberfläche der Riechzellen. Zeiss homogene Immersion Apochromat 2,0 mm, Apert. 1,40, Compensationsocular No. 12.

Über die Spermien des Flussneunauges (Petromyzon fluviatilis L.) und ihre merkwürdige Kopfborste.

Von

Professor Dr. med. **E. Ballowitz**

an der Königlichen Universität Münster i. W.

Hierzu Tafel VII.

Bekanntlich stellt das Ei des Neunauges ein klassisches Objekt für das Studium der Befruchtungsvorgänge dar. Zu dem Zwecke ist daher schon oft von Forschern — ich nenne insbesondere Aug. Müller (1864)[1], Calberla (1877)[2], Kupffer und Benecke (1878)[3], Böhm (1887 und 1888)[4] und Herfort (1901)[5] — die künstliche Befruchtung[6] bei diesem Fisch ausgeführt und näher studiert worden. Dabei wurde aber stets auf die intraovalen Prozesse, welche sich nach Eintritt des Spermiums ins Ei abspielen, Gewicht gelegt, das reife, an das Ei herantretende Spermium ist dagegen keiner näheren Untersuchung gewürdigt worden. Wenigstens ist bis jetzt nur sehr wenig über Form und Bau der Samenkörper der Cyclostomata

[1] Aug. Müller. Über die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen. Schriften der Königlichen Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg i. Pr. V. Jahrgang, 1864.

[2] Calberla. Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 30, 1877.

[3] Kupffer und Benecke. Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Herrn Theodor Schwann zur Feier seiner vierzigjährigen Lehrtätigkeit am 23. Juli 1878 als Festschrift gewidmet von der Medizinischen Fakultät der Albertus-Universität zu Königsberg i. Pr. Königsberg i. Pr., 1878.

[4] Böhm. Über die Befruchtung des Neunaugeneies. Sitzungsber. der K. Bayerischen Akademie der Wissensch., mathem.-naturw. Klasse, Bd. XVII, München 1887. — Derselbe: Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. 32, 1888.

[5] Herfort. Die Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon fluviatilis. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 57, 1901.

[6] Über die Technik ihrer Ausführung siehe den von mir verfassten Artikel „Embryologische Technik“ in der von Ehrlich, R. Krause u. a. herausgegebenen Encyklopädie der mikroskopischen Technik. Berlin u. Wien 1903. pg. 229.

bekannt, wie auch Waldeyer[1]) in seiner mustergültigen, zusammenfassenden Bearbeitung der Spermien der Vertebraten in O. Hertwigs „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere“ hervorhebt.

So ist es gekommen, dass man zur Zeit über die Form- und Strukturveränderungen, welche das Neunaugenspermium nach seinem Eindringen ins Ei hier im Ei erleidet, weit genauer orientiert ist, als über den Bau des reifen, freien Samenkörpers selbst, eine Tatsache, durch welche die Feststellung der feineren Strukturverhältnisse des Petromyzonspermiums nur an Interesse gewinnt.

Wie ich Waldeyers Zusammenstellung entnehme, existiert von den Spermien des Flussneunauges (Petromyzon fluviatilis L.) nur eine einzige offenbar sehr unvollkommene Abbildung, welche R. Wagner in Todds Cyclopaedia[2]) 1852 gegeben hat. Der Körper besteht darin aus einem länglichen Kopf und einer auffallend kurzen Geissel, welche kaum $1^1/_2$ mal so lang als der Kopf ist.

Die „Samentierchen“ von Petromyzon marinus L. beschreibt Joh. Müller (1836)[3]) als sehr lange, fadenförmige Gebilde „mit elliptischem, angeschwollenem Kopfende, beinahe wie die Samentierchen der Säugetiere.“

Etwas ausführlichere Angaben macht Calberla (1878)[4]) über die Spermatozoen von Petromyzon Planeri Bl. „Die Samenkörperchen von Petromyzon sind nicht wesentlich verschieden von denen der Batrachier gebaut, nur ist das Vorderende des Kopfes nicht so scharf zugespitzt wie bei denen von Rana. Sie bestehen aus einem langen, walzenförmigen Kopf, an den sich ein kurzes dünnes Mittelstück anschliesst, und einem langen, sehr kräftige Aktionen vollführenden Schweif. Ohne Zusatz von Flüssigkeit, z. B. Wasser, behalten sie, wenn sie sofort nach

[1]) Waldeyer. Die Geschlechtszellen. O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Lieferung 1, Jena 1901, pg. 119.

[2]) Todds Cyclopaedia, Vol. IV, Part. I, pg. 487, 1852.

[3]) Joh. Müller. Jahresbericht über die Fortschritte der anatomisch-physiologischen Wissenschaften im Jahre 1835. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissensch. Medizin, Jahrg. 1836, pg. CLX.

[4]) Calberla. Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 30, 1878, pg. 455.

dem Herausnehmen aus dem lebenden Tier in eine feuchte Kammer gebracht werden, bis zu zehn Minuten ihre Bewegungsfähigkeit.“

In Fig. 20 auf Tafel XXVIII seiner Abhandlung bildet Calberla mehrere durch Osmiumsäuredämpfe gehärtete Spermien von Petromyzon Planeri bei 800facher Vergrösserung ab, von denen auch Waldeyer[1]) eine kopiert hat.

Auch Aug. Müller[2]) sagt, dass die Samenfäden des Neunauges in der Form denen der Frösche ähnlich sind, und lässt sie aus einem vorderen, zylindrischen Teil und einer langen, daran hängenden Wimper bestehen.

Diesen Angaben fügt die Notiz von Kupffer und Benecke[3]), dass „die Zoospermien von Petromyzon einen zylindrischen Kopf von 0,014—0,015 mm Länge und 0,0019 mm Dicke, durch ein kurzes Mittelstück in den etwa zehnmal längeren Schwanz übergehend“ besitzen, nichts wesentlich neues hinzu.

Sodann liegen noch einige Angaben über die Samenkörper der Myxinoiden vor. Waldeyer[4]) sagt darüber: „Bei den Hyperotreta (Myxine, Bdellostoma) sind die Spermien von Myxine glutinosa durch J. T. Cunningham als kleine Gebilde beschrieben worden, mit kleinen, birnförmigen, stark lichtbrechenden Köpfen, hinter welchen sich ein durchsichtiger protoplasmatischer Körper — wahrscheinlich das Verbindungsstück — befindet, dem der übrige Teil des Schwanzes folgt.

Nach den Mitteilungen übrigens, welche F. Nansen und G. Retzius gegeben haben, ist es zweifelhaft, ob man gut ausgebildete reife Spermien von Myxine schon kennt. B. Dean teilt diese Zweifel an den Cunningham'schen Angaben freilich nicht. In Deans Monographie selbst findet sich nichts über die Spermien; die Literatur ist dagegen vollständig angeführt. Nach einer brieflichen Mitteilung von Doflein sind die Köpfe der Spermien von Bdellostoma spindelförmig, in eine Spitze ausgezogen und von 8—10 μ Länge. Das Verbindungsstück hebt sich wenig ab. Der Schwanz ist relativ stark, jedoch nicht besonders lang.“

---

[1]) L. c. pg. 119, Fig. 8.

[2]) L. c. pg. 113.

[3]) L. c. pg. 10.

[4]) L. c. pg. 119.

Das ist Alles, was mir aus der Literatur über die Spermien der Cyclostomata bekannt geworden ist.

Diese offenbare Lücke unserer Kenntnis zeitigte in mir schon längst den Wunsch, die Spermien der Neunaugen etwas näher in Augenschein zu nehmen. Alle meine daraufhin gerichteten Bemühungen waren aber bis vor kurzem vergeblich, da es mir nicht möglich wurde, in den Besitz reifer Milchner zu gelangen. Die Laichzeit des Flussneunauges, welches im Herbst an der Ostseeküste zahlreich gefangen wird, bevor es zum Laichen in die Flüsse aufsteigt, fällt bekanntlich in den April und geht schnell vorüber, da die Tiere, Milchner und Rogner, nach der Ablage und Befruchtung der Eier alsbald absterben.

Erst im Frühling dieses Jahres glückte es mir, einige reife, frisch gefangene, lebende Milchner zu erhalten. Das verdanke ich der grossen Liebenswürdigkeit des Herrn Kollegen Dr. Lubosch, Privatdozenten und Assistenten am anatomischen Institut in Jena, welcher die Freundlichkeit hatte, mir gute Bezugsquellen anzugeben, wofür ich ihm hiermit noch besonders danke.

Etwa 14 Tage vor meiner Abreise nach Jena zur Versammlung der anatomischen Gesellschaft erhielt ich die erste Sendung lebender Neunaugen, darunter drei Männchen. Offenbar war aber die eigentliche Laichzeit noch nicht da, denn die Spermien erschienen noch nicht voll entwickelt, waren noch mit Protoplasmaauflagerungen versehen und liessen sich erst in geringer Menge aus der Papille herausdrücken.

Erst nach meiner Rückkehr von Jena konnte ich diese Studien wieder aufnehmen. Anfang Mai erhielt ich eine zweite und letzte Sendung. Darunter befanden sich zwei Männchen, aus denen sich reichlich Sperma herausstreichen liess; auch die Rogner beherbergten noch zahlreiche Eier. Wenn auch die Hauptlaichzeit, wie mir mein Lieferant mitteilte, wohl schon vorüber war, so waren doch die beiden Milchner für meine Zwecke noch sehr gut brauchbar. Sehr gerne hätte ich mehr Material zur Verfügung gehabt, um alle die interessanten Fragen, welche bei der Untersuchung auftauchten, näher prüfen und beantworten zu können, der vorgerückten Jahreszeit wegen war das aber nicht mehr möglich.

Immerhin sind die Tatsachen, welche aufzudecken mir gelang, wichtig und eigenartig genug, um schon jetzt ihre Veröffentlichung in dieser Abhandlung zu rechtfertigen. So lernte ich z. B. in der sogleich zu besprechenden Kopfborste eine so merkwürdige Bildung kennen, wie sie mir bei allen meinen früheren Spermienuntersuchungen noch nicht vorgekommen war.

Die Untersuchungstechnik setze ich als bekannt voraus; andernfalls verweise ich mit Bezug darauf auf meinen Artikel „Spermien" in der kürzlich erschienenen „Encyklopädie der mikroskopischen Technik."[1])

Die Gesamtform

des Spermiums von Petromyzon fluviatilis erscheint unter dem Bilde eines langen, unregelmässig hin und her gebogenen Fadens, an welchem man einen Kopf- und einen Geisselabschnitt unterscheiden kann.

Die Geissel

ist 0,135—0,144 mm lang und gleichmässig dick. Ein eigentliches, scharf abgesetztes Endstück wurde nicht gesehen; allerdings habe ich über diesen Punkt keine eingehende spezielle Untersuchung angestellt. An noch nicht ganz reifen Samenkörpern ist der Geisselfaden mit zahlreichen Protoplasmatröpfchen von verschiedener Grösse besetzt.

Der Kopf

war an den Spermien meiner beiden reifen Männchen auffällig polymorph. Am häufigsten zeigte er die Form eines Stäbchens oder einer stumpfen Nadel, indem er sich nach vorne allmählig etwas verjüngte; nach hinten hin war er bisweilen leicht bauchig angeschwollen.

Am vorderen Ende des Stäbchens liess sich ein kleines Spitzenstück nachweisen, welches bei intensiver Färbung als eine etwas hellere, kleine Spitze nur sehr wenig hervortritt, Tafel VII, Fig. 5 und 6. Um so deutlicher wird es, wenn sich die Köpfe entfärben (Fig. 8—15, 24) oder auch nach Quellung tingiert

---

[1]) Encyklopädie der mikroskopischen Technik, herausgegeben von P. Ehrlich, R. Krause, M. Mosse und C. Weigert, 1903.

werden (Fig. 25—31). Alsdann erscheint es als intensiv gefärbte, fast punktförmige, bisweilen leicht knopfförmig abgesetzte Spitze. Die Länge dieser am meisten zur Beobachtung kommenden Kopfform betrug 0,0126—0,0162 mm.

Die Stäbchen konnten aber auch weit kürzer sein, wie Fig. 2, 16 und 17 zeigen, und endigten dann an ihrem vorderen Ende gewöhnlich ziemlich stumpf.

Diese kurzen Stäbchen leiten zu den unregelmässigen Kopfformen hinüber, von denen Fig. 18—21 einige Typen vorführen. In Fig. 18 ist der Kopf noch mehr in die Länge gestreckt und zieht sich in seiner vorderen Hälfte in eine kegelartige Spitze aus. Die Kopfgebilde der Fig. 19—21 sind dagegen sehr gedrungen und lassen sich am besten etwa mit Obstkernen vergleichen. Dass ihnen das Spitzenstück nicht fehlt, zeigt das stark entfärbte Präparat der Fig. 21. Diese obstkernartigen Köpfe waren nicht selten.[1])

Schliesslich wurden auch noch kugelrunde Köpfe beobachtet (Fig. 22 und 23).

Sehr eigentümlich ist, dass, während an den Spermien mit langem, stabförmigem Kopf kein

Verbindungsstück

nachgewiesen werden konnte, die Samenkörper mit den unregelmässigen und runden Köpfen einen Abschnitt besitzen, welcher wohl als Verbindungsstück angesprochen werden muss, wenigstens nach Lage und Aussehen; die Entscheidung durch das Studium der Entwicklungsgeschichte muss bei diesen Dingen ja stets vorbehalten werden. Dieser Teil, welcher dem hinteren Kopfende anliegt, ist verschieden gross und von differenter Form. Besonders ausgedehnt wurde er oft an den runden Köpfen gefunden und zeigte hier eine grobkörnige Zusammensetzung. Im Allgemeinen machte er den Eindruck eines nicht sehr differenzierten Protoplasmas.

In den obstkernartigen Köpfen, bisweilen auch in den kurzen Stäbchen, traten meist bei intensiver Färbung mit

---

[1]) An den Stellen, an welchen die unregelmässigen Kerne häufiger waren, traf ich in den Präparaten hier und da gebogene stäbchenförmige Köpfe. Die Biegung konnte so stark werden, dass die Kopfenden sich berührten und die Köpfe ringförmig aussahen.

Gentianaviolett eins bis drei, selten mehr, helle, kreisrunde Flecken auf, welche den Eindruck von Vakuolen oder auch Kugeln machten. Bei schwacher Färbung resp. starker Entfärbung, erschien an ihrer Stelle oft ein dunkler Fleck (Fig. 21). Was diese Erscheinung zu bedeuten hat, darüber bin ich nicht recht ins Klare gekommen. Es sei betont, dass ich an den unregelmässigen Köpfen, am häufigsten aber an den abgelösten kleinen Stäbchen, Kantenbilder von rundlichen Einschnitten und Lücken erhielt (Fig. 17), welche, wenigstens bei manchen Köpfen, das Bild der rundlichen Vakuolen bei Flächenansicht hervorrufen können. Diese Polymorphie der Petromyzonspermien, welche ich bei meinen beiden Exemplaren feststellte, ist sehr auffällig. Ich lasse dahingestellt, ob die Formen mit den unregelmässigen und runden Köpfen noch nicht ganz ausgebildete oder schon degenerierte Spermien sind. Da meine beiden Neunaugen aus schon vorgerückter Laichzeit stammen, könnte man an die letztere Möglichkeit denken. Auch die eben erwähnten Vakuolen oder Lücken scheinen für Degeneration zu sprechen. Mein Material genügte leider nicht, diese Frage zur Entscheidung zu bringen, und die Jahreszeit war schon zu weit vorgeschritten, um noch in den Besitz von weiteren Männchen zu gelangen.

Eigentümlich und sehr zu betonen ist, dass allen diesen aberranten Köpfen, auch den kugelrunden, die zarte Kopfborste (siehe unten) in genau derselben Ausbildung zukommt, wie den typischen langen Stäbchen. Dieser Besitz spricht eigentlich gegen die beiden oben erwogenen Möglichkeiten. Denn in beiden Fällen könnte man doch wohl annehmen, dass dieses zarte Gebilde bei unvollständiger Ausbildung der Kopfform, auch noch nicht vollständig entwickelt sein müsste oder dass es im Falle schon eingetretener Degeneration als vergänglichster Teil des Spermiums zuerst der Degeneration anheimfallen würde.

An dieser Stelle sei hervorgehoben, dass ich in den Mazerationen niemals einen Querzerfall der Köpfe in „Spermatomeriten" habe hervorrufen können, wie sie von Böhm[1]) und

---

[1]) Böhm (l. c. pg. 641) schildert diese „Spermatomeriten" folgendermaßen: „Beachtenswert ist ferner die Umwandlung, die der Spermakopf (30 Minuten nach der Besamung) erfahren hat. Der homogene Stab hat sich in eine Reihe von Kügelchen zerlegt, die wie der Stab es war, lebhaft

Herfort an dem in das Ei eingedrungenen Kopf nach einiger Zeit regelmässig beobachtet worden sind. Auch habe ich an den frischen und gequollenen Köpfen niemals eine Andeutung davon nachweisen können, aus der geschlossen werden könnte, dass diese „Spermatomeriten" schon in der Kopfstruktur des freien Spermiums präformiert sind. Demnach handelt es sich in ihnen jedenfalls wohl um Umlagerungen des Chromatins, welche erst intraoval unter der Einwirkung des Eiplasmas auftreten.

Die Kopfborste,

wie ich sie mit einem möglichst indifferenten Namen benennen will, ist nun ein sehr kurioses Ding, ein Unikum, wie ich es bei meinen ausgedehnten Spermien-Untersuchungen nur hier angetroffen habe. Ich traute meinen Augen kaum, als ich diesen äusserst feinen, langen Faden auffand und unvermittelt aus dem Vorderende des Kopfes herauskommen sah.

Um sich eine Anschauung zu verschaffen, bitte ich einen Blick auf die Figuren meiner Tafel zu werfen. Fig. 1—4 stellen ganze Spermien dar, in dem gleichen Vergrösserungsmaßstabe, in welchem ich in meiner früheren Arbeit[1]) die Fischspermien

gefärbt sind. Ich habe diese kugeligen Teilstücke des Kopfes bereits in meiner früheren Mitteilung (Sitzungsber. der Bayerischen Akad. d. Wissensch., mathem.-physik. Klasse vom 8. Febr. 1887) als Spermatomeriten bezeichnet. Sie pflegen nicht gleich gross zu sein, sondern sind in abnehmender Grösse aneinander gereiht. Der grösste liegt an dem Ende der Reihe, das von der Eiaxe abgewandt ist, das kleinste am entgegengesetzten Ende. In der Regel enthielt die Reihe in diesen Stadien vier Spermatomeriten: der fünfte lag dann ausserhalb der Reihe. Diese Erscheinung fand ich konstant und da die Eier dieser Portion durchaus in derselben Weise behandelt waren, ja, da die Lage der Meritenreihe innerhalb des Polplasmas unverändert dieselbe geblieben war, wie die des vorher homogenen Kopfes, so ist an ein Kunstprodukt infolge der Härtung schon an und für sich kaum zu denken und eine solche Annahme wird ganz ausgeschlossen, wenn man die späteren Stadien kennen lernt." Auch Herfort (l. c. pg. 73) konstatiert den Zerfall des Spermienkopfes im Ei; die „Spermatomeriten" besitzen nach diesem Autor „eine maulbeerartige Gestalt, indem sie nämlich sich aus kleinen, dunkel kontourierten Bläschen zusammensetzen. Mit der weiteren Entwicklung werden die Spermatomeriten undeutlich, indem die soeben beschriebenen Kügelchen sich zu einem unregelmässigen, traubenförmigen Gebilde gruppieren."

[1]) E. Ballowitz. Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 36.

gezeichnet habe. In diesen Figuren ist der verschieden gestaltete Kopf intensiv gefärbt und hebt sich von der geschlängelten Geissel deutlich ab; in Fig. 3 und 4 kommt dicht hinter dem Kopfe noch der verbindungsstückartige Abschnitt hinzu.

Wir sehen nun, dass die Kopfspitzen, resp. bei den runden Köpfen die dem Geisselansatz gegenüberliegende Stelle, einen Fortsatz trägt von verblüffender Länge und Feinheit. Seine Länge beträgt 0,045—0,054 mm. Er ist drei- bis viermal so lang als die langen stabförmigen Köpfe und kommt etwa einem Drittel der gesamten Geissellänge gleich. An den Spermien mit kleinen Köpfen (Fig. 2—4) misst er das Vielfache der Kopflänge.

Das Gleiche erkennen wir an den Figuren 6, 7, 9, 11—13, 16 und 18—24, welche in etwas grösserem Maßstabe gehalten sind.

Dieser lange, äusserst feine Fortsatz, welcher viel dünner ist als die Geissel, besitzt nun in seiner ganzen Länge die gleiche Feinheit, auch an seinem Ursprung am Kopf. Dadurch hebt er sich sehr deutlich von der weit dickeren Kopfspitze ab, welche mit scharfem Absatz gegen den Faden hin abgegrenzt erscheint, ein Umstand, der ganz besonders auffällt und zu betonen ist. Es besteht also kein Übergang der Kopfspitze zu dem Faden. Die Anheftung der Kopfborste geschieht zentrisch an der Kopfspitze; bisweilen schien sie aber auch exzentrisch zu sein (Fig. 24); indessen ist eine sichere Entscheidung hierüber naturgemäss schwer.

Anhänge, etwa Widerhaken an der Spitze, fehlen der Borste vollkommen.

Dieser Fadenfortsatz besitzt nun einen gewissen Grad von Steifheit und federnder Elastizität, was seine Bezeichnung als „Borste“ rechtfertigt. Am frischen, durch Osmiumsäuredämpfe fixierten Objekt ist er meist gerade gestreckt (Fig. 1 und 7) oder leicht gebogen; bisweilen werden die Biegungen grösser (Fig. 4, 9, 18). Schleifenbildungen sind selten (Fig. 2). Liegen die Präparate einige Zeit, so tritt eine Erweichung der Borste ein, sodass die Biegungen zahlreicher und grösser werden und die ganze Borste sich oft und zwar meist in der Nähe des Kopfes umbiegt (Fig. 23, 24 und 31). Dadurch erhält das ganze Gebilde ein peitschen- oder angelartiges Aussehen. Winkelige Abknickungen kommen aber nicht vor, sondern nur wellige

Biegungen, ein Umstand, der für eine gewisse Widerstandskraft und elastische Beschaffenheit auch der erweichten Borste spricht.

Sehr häufig bricht die Borste ganz ab, was bei ihrer grossen Zartheit nicht verwundern kann. Das Abbrechen erfolgt dabei stets an ihrem Kopfansatz; wenigstens habe ich niemals Bruchstücke der Borste am Kopfe sitzen sehen, entweder besassen die Köpfe anscheinend die ganze Borste oder gar keine. Völlig borstenlose Spermien und isolierte Borsten werden daher in den Präparaten sehr häufig angetroffen. Fig. 5, 8, 10, 14, 15 und 17 stellen Köpfe dar, von welchen die Borste an ihrem Ansatz abgebrochen war.

Höchst eigentümlich ist auch, dass die Borsten häufig, vielleicht regelmässig, zahlreiche kleinste, feinste Verdickungen tragen, die aussehen wie minimale Anlagerungen einer besonderen Substanz (Fig. 6, 7 und 23). Dadurch wurde die Vermutung in mir erweckt, dass die Borsten vielleicht klebrig sein können. Diese Vermutung scheint dadurch gestützt zu werden, dass oft kleine Verunreinigungen, Farbstoffniederschläge oder dergl. an den Borsten haften bleiben.

Eine erwähnenswerte Beobachtung, welche in Fig. 11 dargestellt ist, habe ich noch an zwei Köpfen gemacht. Die Borste erschien nämlich an ihnen in zwei Fäden zerspalten. Da ich diese Beobachtung wie erwähnt, nur zweimal machte, und da das Material nicht mehr reichte, um über diesen Punkt noch besondere Versuche anzustellen, will ich nicht behaupten, dass die Borste fibrillär strukturiert sei, das liegt mir fern. Denn es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass eine der vielen isolierten Borsten mit der Kopfborste der Fig. 11 verklebt war und dadurch eine Spaltung vortäuschte.

Sollte sich eine fibrilläre Struktur der Kopfborste in der Tat bei späterer Untersuchung herausstellen, so wäre zu prüfen, ob der Borste nicht auch Kontraktilität innewohnt, da ich ja gerade an den Spermien nachgewiesen habe,[1]) dass Kontraktilität an fibrilläre Struktur gebunden ist. Sehr wahrscheinlich will eine aktive Bewegungsfähigkeit der Borste allerdings von vornherein nicht erscheinen.

---

[1]) E. Ballowitz. Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Vortrag, gehalten auf der III. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft zu Berlin, am 12. Oktober 1889. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. 46.

Wenn auch oben schon erwähnt, so sei hier noch besonders betont, dass die Kopfborste nicht allein den langen stabförmigen Köpfen zukommt, sondern auch an den kurzen und unregelmässigen, sowie den runden Köpfen angetroffen wird. Auch an den von der Geissel losgelösten, isolierten (meist kurzen) Köpfen, die in den Präparaten nicht selten waren, war sie häufig noch in ganzer Länge erhalten (Fig. 16).

Die Kopfborste ist nun nicht einfach der Kopfspitze angeheftet, vielmehr dringt sie in das Kopfinnere ein, durchzieht den Kopf der Länge nach und setzt sich mit der Geissel anscheinend in Verbindung. Das schliesse ich wenigstens aus den Befunden an einem Spermamaterial, welches ich einige Tage in verdünnter Osmiumsäure aufbewahrt und sodann mit Gentianaviolett nur schwach gefärbt hatte (Fig. 26—31). In diesem Material waren fast sämtliche Köpfe stark gequollen[1]) und färbten sich nur sehr blass. Um so deutlicher trat an ihnen das Spitzenstück als intensiv tingierter Punkt hervor. Im Innern eines jeden gequollenen Kopfes fand ich nun eine scharf hervortretende, von der Umgebung abgesetzte, deutlich gefärbte Faser an von wohl der gleichen Feinheit, wie die freie Kopfborste selbst. Vorn ging diese Faser regelmässig von dem Spitzenstück aus und hing damit zusammen, hinten liess sie sich deutlich bis an den Geisselansatz verfolgen und schien darin überzugehen. Ihre Lage war meist in der Längsachse des Kopfes, bisweilen (Fig. 26) aber auch ein wenig exzentrisch. Dagegen wurde sie niemals im Zusammenhang mit der Kopfbegrenzung, d. i. mit der Kopfmembran, falls hier eine solche vorhanden ist, gefunden, sondern lag stets davon entfernt im Innern des Kopfes, woraus mit Bestimmtheit hervorgeht, dass die Faser nicht etwa der Kopfmembran angehört. Das betone ich aus dem Grunde besonders, weil G. Retzius[2]) kürzlich am Kopf von Haifischspermien (Acanthias vulgaris) eine Spiralfaser beschrieben hat, welche sich anders

---

[1]) An den in Kochsalzlösung gequollenen Köpfen war die Binnenfaser des Kopfes nicht zu sehen. Quellungen der Kopfsubstanz innerhalb des Eies an den überzähligen, in die Eihaut eingedrungenen Paraspermien werden übrigens auch von Autoren, welche die Befruchtungsvorgänge am Petromyzonei studiert haben, angegeben.

[2]) G. Retzius. Über einen Spiralfaserapparat am Kopfe der Spermien der Selachier. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. X, 1902.

verhält, indem sie der Hülle des Kopfes dicht angelagert ist und nach dem genannten Autor wahrscheinlich zu ihrer Festigkeit wesentlich beiträgt.

Nur seltener ist der Verlauf der Binnenfaser im Kopf zwischen Spitzenstück und Geissel ein mehr gradliniger (Fig. 26, 27 und 31); weit häufiger verläuft sie geschlängelt oder besser wohl spiralig. Die Zahl der Windungen ist verschieden (Fig. 28 bis 30) und kann oft recht beträchtlich werden.

Mir ist nun nicht zweifelhaft, dass die Borste direkt mit dieser Spiralfaser im Innern des Kernes zusammenhängt und dadurch noch eine besondere Stütze erhält. Der Zusammenhang lässt sich aber schwer nachweisen, da das intensiv gefärbte Spitzenstück zwischen beiden liegt und sich nicht entfernen lässt. Dazu kommt, dass an fast allen diesen Köpfen die Borste unmittelbar am Spitzenstück abgebrochen war und am Kopfe keine Spur von sich zurückgelassen hatte; die isolierten, abgebrochenen Borsten konnten in den Präparaten noch zahlreich nachgewiesen werden. Nur in sehr spärlichen Fällen war sie noch erhalten, wie Fig. 31 vorführt. Derartige Bilder machen es wohl durchaus wahrscheinlich, dass freie Borste und Binnenfaser zusammenhängen und ein Ganzes bilden.

Dieser Zusammenhang der Kopfborste mit der meist spiraligen Binnenfaser und, wie wahrscheinlich, dadurch auch mit der Schwanzgeissel, lässt die ganze Bildung um so wunderbarer erscheinen. Über ihre morphologische Bedeutung können nur spermatogenetische Untersuchungen Aufschluss geben. Der Vergleich der Kopfborste des Petromyzon mit dem sogenannten „Spiess“ bei den Urodelen und bei dem von mir kürzlich untersuchten[1]) Discoglossus liegt noch am nächsten.

Welches ist nun

die physiologische Aufgabe der Kopfborste?

Diese Frage ist durchaus nicht leicht zu beantworten.

Ich denke mir, dass der Leser meiner obigen Schilderung in erster Linie geneigt sein wird, die Borste als „Perforatorium“ im Sinne Waldeyers aufzufassen, eine Vermutung, die am

---

[1]) E. Ballowitz. Die merkwürdigen, 2¼ Millimeter langen Spermien des Batrachiers Discoglossus pictus Otth. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 63, 1903, Tafel XVI.

nächsten zu liegen scheint. Derartige an den Spermienköpfen der Tiere sehr verbreitete Perforatorien besitzen die Form von Schneiden, kurzen Spitzen, Pfriemen und Bohrern und haben die Aufgabe, die Vorwärtsbewegungen der Geisselspermien in dem sie umgebenden Medium und ihr Eindringen in das Ei zu erleichtern. Wenn wir uns von diesem Gesichtspunkte aus nun unsere Kopfborste von Petromyzon ansehen, so erscheint sie — wenigstens nach unseren herrschenden, grobmechanischen Anschauungen — für den gedachten Zweck doch im höchsten Grade unpraktisch. Unpraktisch sind ihre grosse Länge und ihre auf der ganzen Länge gleichbleibende, äusserste Feinheit, vor Allem aber der Umstand, dass sich die Kopfspitze breit und scharf von dem Borstenansatz absetzt. Stellt man sich vor, dass die Kopfborste durch die Aktion der kontraktilen Geissel auch wirklich bis zur Kopfspitze in das Ei getrieben wird, ohne abzubrechen, so kann die Kopfspitze doch nicht leicht nachfolgen, da das von der Borste vorgebohrte Loch für die Aufnahme der wesentlich dickeren Kopfspitze viel zu klein ist; die Kopfspitze würde dann wohl in jedem Falle von der im Ei festsitzenden Kopfborste abbrechen müssen, wie das in den Präparaten ja schon so leicht so ohne weiteres geschieht — und das ganze Vorbohren hätte keinen Zweck. Bei wohl allen langgestreckten Perforatorien der Spermienköpfe verdickt sich daher das Instrument von vorn nach hinten allmählich. Vgl. z. B. die von mir beschriebenen[1]) Discoglossus-Spermien.

Auch steht die exzessive Länge der Kopfborste in gar keinem Verhältnis zu der relativen Dünnheit der Eihüllen[2]) des Neunaugeneies. Nach Kupffer und Benecke[3]) beträgt die

[1]) L. c. Tafel XVI.

[2]) Hinsichtlich der Zusammensetzung der Eihüllen bestehen noch Differenzen. Nach Kupffer und Benecke (l. c. pg. 9) besteht die Eihaut aus zwei Schichten; die innere besitzt dicht gestellte Porenkanäle, nicht aber die äussere, wie es Calberla angegeben hat. Nach Owsiannikoff (Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen. Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. 7. Sér., T. XXXIII, N. 4, 1885) ist nur die äussere Schicht der Eihaut mit Porenkanälen versehen. Derselbe Autor bezeichnet die innere Schicht als eine viel festere, in letzterem Punkt ganz im Gegensatz zu Calberla. Herfort dagegen (l. c. pg. 60) will weder in vivo noch in Schnitten Porenkanäle beobachtet haben.

[3]) L. c. pg. 9.

gesamte Dicke beider Schichten der Eihaut im Bereiche des Uhrglases (siehe unten) ungefähr das Doppelte der Länge des Kopfes eines Samenkörpers, = 0,025 mm; an der übrigen Peripherie ist ihre Dicke sogar noch etwas geringer. Da die Kopfborste das drei- bis vierfache der langen Spermienköpfe misst, so muss die Kopfborste schon lange die ganze Dicke der Eihaut durchspiesst haben, bevor noch das vorderste Kopfende an die Aussenfläche der Eihaut herantritt. Die Kopfborste wäre also für den gedachten Zweck als Perforatorium ganz überflüssig lang.

Ich glaube daher nicht, dass man die Kopfborste von Petromyzon als einfaches Perforatorium auffassen kann.

Ich brachte nun die Borste sogleich, als ich sie entdeckte, mit der bekannten grossen Klebrigkeit[1]) der Petromyzoneier in Verbindung, um so mehr, als die Borste selbst, wie ich oben auseinander gesetzt habe, eine klebrige Beschaffenheit zu besitzen schien. Ich dachte mir, dass diese lange, feinste, biegsame Borste vielleicht eine Art Angelapparat darstellen könnte; berühren die mit der Kopfborste voran sich bewegenden Spermien die klebrige Eioberfläche, so sei es wahrscheinlich — wie ich mir vorstellte —, dass die Borste sofort infolge ihrer Feinheit ihrer ganzen Länge nach am Ei kleben bliebe; das Spermium würde dadurch gegen das Ei fixiert, hätte dadurch eine bestimmte, zweckmässige, gegen das Ei gerichtete Direktion für seine Weiterbewegung erhalten und könnte sich dann erfolgreich einbohren. Vorher würde dann wohl die jetzt überflüssig gewordene Borste unmittelbar an der Kopfspitze abbrechen, wie das in meinen Präparaten in der Tat ja so häufig gerade an dieser Stelle geschah.

Ich freute mich bei diesen aprioristischen Erwägungen sehr, bei Petromyzon endlich ein Beispiel dafür gefunden zu haben, dass bei einem Tier die Besonderheit der Zusammensetzung seines Eies auch eine ganz spezifische Struktureigentümlichkeit seiner Spermien bedingt, nachdem ich noch kürzlich bei

---

[1]) Herfort z. B. sagt hierüber (l. c. pg. 59): „Die frisch abgestrichenen Eier sind gelblichweiss, ca. 1 mm lang und sehr klebrig, wodurch sie sowohl an der Unterlage anhaften, sodass man das Wasser abgiessen kann, ohne dass sie sich lostrennen, als auch untereinander sich leicht zu grösseren oder kleineren Klumpen verkleben. Die Ursache dessen ist der schon erwähnte schleimige Überzug, der mit Ausnahme des animalen Poles, das Ei umgibt."

Discoglossus[1]) betont hatte, dass „bis jetzt noch für keine einzige Spermiumart nachgewiesen sei, dass ihre besondere Form durch die besonderen Verhältnisse, unter welchen der betreffende Samenkörper an und in das zu befruchtende Ei gelangt, mechanisch bedingt wird.“

Da mir kein Material mehr zur Verfügung stand, um selbst Befruchtungsversuche bei Petromyzon anzustellen und die Berechtigung der entwickelten Vermutung durch Beobachtung des Eindringens des Spermiums ins Ei zu prüfen, war ich auf das Studium der Literatur angewiesen. Zum Glück ist ja schon oft, wie in der Einleitung erwähnt, bei Petromyzon die künstliche Befruchtung ausgeführt und das Eindringen des Spermiums in das Ei unter dem Mikroskope verfolgt worden.

Leider widersprechen sich die Angaben der Autoren in wesentlichen Punkten, sodass es schwer hält, ein Urteil zu gewinnen. Immerhin hat diese Feststellung doch die folgenden höchst interessanten und wichtigen Gesichtspunkte eröffnet.

Da ist zunächst die Angabe von Calberla (l. c.) zu berücksichtigen, dass das Ei von Petromyzon an einer bestimmten Stelle in der Nähe des Eikernes eine Mikropyle besitzt, welche Calberla als einen feinen, schmalen, die Eihaut durchbohrenden Gang beschreibt und abbildet; das Lumen des Ganges vergleicht er „mit der Form eines umgekehrt gestellten, mit weiter, offener Glocke versehenen Wein- oder Champagnerglases.“

Besteht nun eine solche Mikropyle und ist die ganze übrige Eioberfläche bis auf die Mikropylengegend klebrig, so hätte die Borste als Angelapparat gedacht nicht nur keinen Zweck, sondern würde sogar die Befruchtung geradezu gefährden; nur ein direkt und zufällig auf die enge Mikropyle stossendes Spermium würde eindringen können, während alle übrigen Spermien durch Vermittelung der Angelborste von der klebrigen Eioberfläche abgefangen und von dem Befruchtungsvorgang eliminiert würden, da sie infolge der Klebrigkeit des Eies auch nicht durch die Eigenbewegung ihrer Geissel auf der Eioberfläche bis gegen die Mikropylengegend hinrutschen könnten.

---

[1]) E. Ballowitz. Die merkwürdigen, 2¼ Millimeter langen Spermien des Batrachiers Discoglossus pictus Otth. Arch. f. mikroskopische Anatomie, Bd. 63, 1903, pg. 359.

Nun wird aber die Existenz einer eigentlichen Mikropyle von fast allen anderen Beobachtern (Kupffer und Benecke, Böhm, Herfort) in Abrede gestellt; sie konnte von den Nachuntersuchern weder im frischen Oberflächenbild noch in Schnitten erkannt und nachgewiesen werden. Böhm spricht sich hierüber folgendermassen aus (l. c. pg. 631): „Im Voraus will ich bemerken, dass die trichterförmige Mikropyle am Pol der Eihaut, die bei der Auffassung Calberlas eine wichtige Rolle spielt, tatsächlich nicht existiert. In mehr als hundert Schnittserien von Eiern habe ich keine Spur derselben gesehen und muss ich auf Grund einer sorgsamen Prüfung der später zu erwähnenden Angabe von Kupffer und Benecke mich anschliessen, dass eine polare Mikropyle dem Neunauge durchaus abgehe."

In diesem Falle bliebe nur die Klebrigkeit des Eies übrig, mit der hinsichtlich des Spermiums gerechnet werden müsste. Mit dieser klebrigen Beschaffenheit der Eioberfläche hat es aber folgende ganz besondere Bewandnis.

Kupffer, Benecke und andere Autoren beschreiben die Form des Petromyzoneies als die eines Rotations-Ellipsoides, welches sich nur dadurch dem Oval nähert, dass die Eihaut an dem einen Pol eine uhrglasartig stärkere Wölbung zeigt und hier auch etwas dicker als an den anderen Stellen ist (siehe oben). Unter dieser Stelle liegt ganz in ihrer Nähe der Eikern, hier vollzieht sich ausschliesslich der Befruchtungsakt. Kupffer und Benecke haben daher diesen Eipol als den aktiven bezeichnet.

Dieser uhrglasartig vorspringende aktive Pol wird nun von einer eigentümlich hyalinen Kuppel bedeckt, welche August Müller[1]) aufgefunden und als „Flocke" benannt hat; die ganze

[1]) Ihr Entdecker beschreibt dieses eigentümliches Gebilde folgendermaßen (l. c. pg. 109): „So lange die Eichen noch am Eierstock festsitzen, haben sie eine schwach ausgedrückte Birnform, sodass das schmälere, in die Tiefe des Eierstockes gerichtete Ende von dem dickeren an der Form unterscheidbar ist. Das zugespitzte Ende zeigt ausser dem Merkmale der Form auch anatomische Eigentümlichkeiten. Sowohl bei den am Eierstock noch festsitzenden als bei den bereits gelösten Eiern sieht man durch die Lupe, wenn man sie in der Luft beschaut, ein helles farbloses Körperchen an diesem Ende, welches oft den Eindruck eines Bläschens macht. Man ist geneigt, dies auf das Ur(Keim)bläschen zu beziehen, allein es liegt ausserhalb der Eidecke. Im Wasser ist es der gleichen Lichtbrechung wegen nicht oder

übrige Eioberfläche dagegen besitzt einen kontinuierlichen Überzug einer klebrigen, schleimigen Substanz.

Alle Beobachter sind nun darin einig, dass die Spermien nur im Bereiche der „Flocke“ in das Ei eindringen können, dass dagegen alle ausserhalb der das Uhrglas deckenden Kuppel herankommenden Samenkörper die Schleimhüllle berühren und in dieser ein undurchdringliches Hindernis finden; die ganze klebrige Eifläche soll für die Spermien völlig undurchgängig sein.

Wenn dem so ist, so muss auch die Vermutung fallen, dass die Borste einen Angelapparat darstelle und dass Klebrigkeit des Eies und Kopfborste des Spermiums in einer den Befruchtungsakt in der oben angedeuteten Weise fördernden Correlation stehen könnten. Denn eine solche Beziehung wäre nur dann denkbar, wenn ausschliesslich die Stelle des Eies, an welcher der Befruchtungsakt stattfindet, von klebriger Beschaffenheit wäre; nun ist aber am Petromyzonei gerade umgekehrt die ganze Eioberfläche klebrig, bis auf die von der Flocke bedeckte Stelle, die allein zur Befruchtung befähigt.

Was hat die Kopfborste aber dann zu bedeuten?

Ich will hier zunächst die anschauliche Schilderung wiedergeben, welche Kupffer und Benecke von dem Eindringen

---

kaum zu erkennen, es sei denn, dass es durch Karmin oder durch Einwirkung anderer Mittel gefärbt sei. Bringt man ein Eichen so präpariert oder auch in Öl unter das Mikroskop, so sieht man eine Mondsichel mit ihrem konkaven Rande auf der Eidecke aufsitzen, welche das zugespitzte Ende des Eies umfasst und über das Revier des Ur(Keim)bläschens hinausgeht. Die Dotterhaut, welche hier dicker wird, schien mir samt ihrem schleimigen Überzuge (vgl. dagegen die Angaben von Kupffer und Benecke) zwischen dem Dotter und diesem Anhange hindurch deutlich erkennbar. Er macht den Eindruck einer Schleimflocke, ist aber von dem schleimigen Überzug des Eies, der im Wasser aufquillt, verschieden und vergeht viel früher als dieser. Ich werde ihn im Laufe dieser Mitteilung als Flocke bezeichnen.“

Mit Bezug auf die Entstehnng der „Flocke“ bemerkt Böhm (l. c. pg. 625): „Die Ovula sind noch mit dem einschichtigen Granulosaepithel bedeckt, wenn sie das Ovarium verlassen, in die Bauchhöhle gelangen, wo die Epithelien unverändert bleiben, und ins Wasser abgelagert werden. Die Granulosazellen am animalen Pol sind abgeplattet und verschieden von den mehr hohen Granulosazellen an der übrigen Oberfläche des Eies.“ Diese Verschiedenheit hängt nach Böhm wahrscheinlich mit dem späteren Erscheinen der Flocke zusammen, die gerade dort auftritt, wo die Zellen am plattesten und am wenigsten verschleimt sind.

der Spermien ins Petromyzonei entworfen haben. Die Beobachtungen dieser Autoren verdienen hierfür den Vorzug, weil sie den Vorgang unter möglichst natürlichen Verhältnissen, auch an den im Freien abgelegten Eiern, festgestellt haben. (L. c. pg. 11.)

„Für die Befruchtung kommen nur diejenigen Zoospermien in Betracht, die sich in den Bereich der hyalinen Kuppel (Flocke nach Aug. Müller) begeben." „Die in die hyaline Kuppel gelangenden Zoospermien stellen sich sofort, sofern sie überhaupt lebenskräftig sind, radiär zum Uhrglase, sie befinden sich wie in einem Bannkreise, als ob keine andere Richtung ihnen freistünde. Nicht in stürzender Eile, sondern in stetig ruhiger Bewegung nähern sie sich dem Uhrglase, wobei die Schwänze nur leichte spirale Drehungen ausführen oder niedrige Wellen über dieselben hinlaufen. Einige erlahmen, ehe sie die Oberfläche des Uhrglases erreicht haben, der grössere Teil derselben gelangt dahin und stellt sich steif in radiärer Lagerung gegen die Eihaut. In der Tat, Herr August Müller trifft den richtigen Ausdruck für dieses Phänomen, wenn er dasselbe mit der Ordnung von Feilspänen um den Pol eines Magneten vergleicht.

Die Ordnung der Zoospermien an der Oberfläche des Uhrglases erzeugt das Bild eines Bartes an dieser Fläche, und wir sind überrascht, dass Herr Calberla desselben nicht erwähnt. An Eiern, die wir im Bache unterhalb einer laichenden Gruppe von Tieren auffingen, haben wir die Bildung dieses Bartes ebenfalls konstatiert und schliessen hieraus, dass der letztgenannte Beobachter weniger Sperma den Eiern zugefügt hat, als den natürlichen Verhältnissen entspricht."

Ganz ähnliches berichten Aug. Müller[1]) und Herfort[2]).

---

[1]) Aug. Müller (l. c. pg. 113). Die Stelle lautet: „Man sieht die Samenkörper bei der Beobachtung des Befruchtungsaktes in der bekannten Bewegung das Ei umschwärmen, aber das zugespitzte (mit der Flocke versehene) Ende des Eies zeichnen sie durch ihr Verhalten in sehr auffälliger Weise aus. Sie gehen in die an diesem Ende hängende Flocke ein, und man sieht sie ausgestreckt, das stärkere Ende voran, längs der Radien des Eies starr und regungslos in dem durchsichtigen Gebilde liegen. Der Anblick erinnert an Feilspähne, welche sich um den abgerundeten Pol eines Magneten anordnen. Die mehrsten bleiben in der Flocke stecken, einige dringen in die äussere, auch in die innere Schicht der Eidecke ein." L. c. pg 117: „Die Flocke bezeichnet den von der Natur für die Samenfäden gegebenen Angriffspunkt auf das Ei ebenso bestimmt wie eine Mikropyle."

[2]) Herfort sagt (l. c. pg. 61): „Die Spermatozoen umschwärmen

es nun denkbar, dass von der Flocke eine die Reizwirkung verursachende Substanz ausgeht und dass die Kopfborste eine Art Perzeptionsorgan hierfür darstellt? So ganz von der Hand zu weisen ist diese Idee wohl nicht. Ich stehe nicht auf dem Standpunkte, den manche Zellenforscher jetzt einnehmen, dass sie in der Zelle lediglich eine Art kompliziert konstruierter Maschine sehen, vielmehr halte ich an der Brücke'schen Auffassung fest, dass die Zelle ein Elementarorganismus ist. In diesem Sinne habe ich mich auch schon früher einmal gelegentlich der vermutlichen Funktion der oberflächlich situierten Zentralkörper der Epithelien ausgesprochen [1]).

Vielleicht hat die lange Kopfborste auch nur die Aufgabe, das am aktiven Pol gelegene, im Verlaufe des Befruchtungsvorganges lebhafte Bewegungen ausführende Protoplasma zu diesen Bewegungen anzureizen. Dieser Gedanke wird mir durch die folgende, sehr zu beachtende Beobachtung von Kupffer und Benecke nahe gelegt. Die genannten Autoren berichten folgendes (l. c. pg. 11): „Sobald überhaupt Zoospermien in den Bereich der hyalinen Kuppel (Flocke von Aug. Müller) gelangen und sich radiär zum Uhrglase ordnen, beginnt eine Zurückziehung des Dotters von der Eihaut, nicht am Pole des Eies, sondern zunächst in einer Ringzone entsprechend der Peripherie des Uhrglases. Diese Wahrnehmung harmoniert zwar, was die Lokalität der beginnenden Retraktion anlangt, mit der Schilderung von Calberla (l. c. pg. 21), indessen lässt er vorher ein Zoosperm die Eihaut innerhalb der Mikropyle soweit passiert haben, dass dasselbe mit seinem Kopfe das helle Protoplasma berührte. Nach ihm ist die Retraktion nur Folge der Berührung beider Teile. Darin irrt derselbe und hier müssen wir auf die erste wesentliche Differenz zwischen unseren Beobachtungen und seinen

Demnach scheint die Flockengegend eine eigentümliche Anziehung und Reizwirkung auf die Spermien auszuüben. Wäre

massenhaft das Ei und hauptsächlich in der Gegend der Flocke, wie dies treffend schon Kupffer und Benecke beschreiben.“ In seinen Schnittpräparaten fand Herfort (l. c. pg. 68 „in der Flocke zahlreiche Spermatozoen eingelagert und auch vereinzelt liegt hier und da ein Spermatozon seitlich der Eimembran an.“

[1]) E. Ballowitz: Notiz über die oberflächliche Lage der Zentralkörper in Epithelien. Anatomischer Anzeiger, Bd. XIV, 1898, Nr. 14, S. 372.

Angaben hinweisen. Wir finden, dass die Zurückziehung des Dotters nicht auf einer Kontaktwirkung, sondern auf einer Fernwirkung der radiär geordneten Zoospermien beruht.[1]) In sehr vielen Fällen haben wir dasjenige Zoosperm, das wir das bevorzugte nennen wollen, erst eine Minute nach eingeleiteter Retraktion mit der Spitze seines Kopfes die innere Schicht der Eihaut passieren sehen.

Die Retraktion des Dotters leitet sich ein, selbst wenn nur ein Zoosperm durch die hyaline Kuppel seinen Weg in radiärer Richtung verfolgt. die Lebhaftigkeit dieser Erscheinung erhöht sich aber mit der Zahl der Zoospermien."

Diese „Fernwirkung" erklärt sich nun wohl, wie mir scheinen will, in sehr einfacher Weise durch die Kopfborste der Spermien. Dieses lange Gebilde muss, da es, wie oben schon näher auseinandergesetzt, bedeutend länger ist, als die Eihäute dick sind, weit früher mit seiner Spitze das Eiprotoplasma des aktiven Poles treffen und in dasselbe eindringen, als die Kopfspitze die äussere Eifläche erreicht. Das agile Eiprotoplasma hat also durch die eindringende Kopfborste den Anreiz für seine Bewegungsphänomene schon längst erhalten, während die an ihrem Glanze kenntlichen Spermienköpfe anscheinend noch frei in der „Flocke" stecken.

Auch lässt sich denken, dass das sich kontrahierende Eiprotoplasma in der Kopfborste gewissermaßen eine Handhabe erhält, um das ganze Spermium nach sich in das Eiinnere zu ziehen; erfolgt doch, wie es nach den Angaben mehrerer Beobachter scheint, das Eindringen in das Ei mehr passiv als aktiv Unsere schon mehrfach zitierten Gewährsmänner Kupffer und Benecke sagen hierüber (l. c. pg. 13) folgendes: „Es ist eine irrige Angabe Calberlas, dass vom Zoosperm der Kopf sich vom Schwanze trenne, ersterer in den Dotter aufgenommen werde, letzterer in der Eihaut stecken bleibe und die Mikropyle für alle nachfolgenden verstopfe. Das Gegenteil ist der Fall. Das bevorzugte Zoosperm verfolgt in stetem ruhigem Gang seinen Weg durch die Eihaut in den Eiraum und weiter, denselben Radius innehaltend, in den Dotter, seinen ganzen Schwanz nachziehend."[1])

[1]) Auch im Original gesperrt gedruckt.

„Dieser Gang des bevorzugten Zoosperms macht aber nicht den Eindruck einer aktiven Bewegung. Es wird angezogen.[1]) Sobald der Kopf desselben in die Eihaut eingedrungen ist, hört alle Aktion des Schwanzes auf, steif ausgestreckt wird derselbe nachgeschleppt; ist der Kopf im Eiraum, so beschleunigt sich die Fortbewegung ein wenig, aber nicht in dem Maße, als man annehmen sollte, nachdem das Hindernis der Eihaut überwunden ist. Taucht der Kopf in den Dotter, und befindet sich nun der Schwanz frei im Eiraum, so bewahrt derselbe nichtsdestoweniger seine ruhende Stellung. Nicht immer führt der Weg dieses Zoosperms durch den Raum zwischen den Dehnungsfäden des Protoplasmas hindurch; trifft der Kopf auf einen dieser Fäden, so gleitet er längs desselben kaum langsamer, als wenn die Bewegung durch die Flüssigkeit zwischen den Fäden vor sich geht."

Dass die Kopfborste schliesslich lediglich die mechanische Aufgabe haben sollte, das Spermium einfach in der Substanz der Flocke festzuspiessen, sodass es „steif in radiärer Richtung" (Kupffer und Benecke, siehe oben) sich stellt, glaube ich nicht.

Wir sehen, welche Fülle von Möglichkeiten und hochinteressanten Fragen an den einfachen Befund der Kopfborste anknüpft, Fragen, welche leichter zu stellen, als zu beantworten sind. Es muss nunmehr eine lohnende Aufgabe sein, am lebenden Objekt durch genaue Beobachtung der Befruchtungsphänomene zu prüfen, welche von den oben angestellten Reflexionen über die physiologische Bedeutung der Kopfborste zutrifft, oder ob sich noch andere Gesichtspunkte ergeben. Freilich wird es wohl kaum möglich sein, am lebenden in das Ei eindringenden Samenkörper die äusserst feine Kopfborste mit Sicherheit wahrzunehmen.

Es erübrigt noch,

die Befestigung der Geissel am hinteren Kopfende,

die bekanntlich bei den einzelnen Tieren eine sehr verschiedene ist, näher festzustellen.

Der hinterste Teil des Spermiumkopfes von Petromyzon ist insofern eigenartig gestaltet, als sich hier in der Nähe seines

[1]) Auch im Original gesperrt gedruckt.

hinteren Endes ein querer Einschnitt befindet, sodass ein Absatz entsteht, welcher von dem hintersten schmalen Abschnitt des Kopfes wie von einer Spitze eine kleine Strecke weit überragt wird. Diese hintere Kopfspitze ist nur bei Kantenansicht des Einschnittes deutlich. Fig. 5 demonstriert diese Kopfbeschaffenheit bei Kantenansicht zur Genüge.

An die zentrale Fläche des schmalen, spitzenartigen Teiles legt sich nun die Geissel an und inseriert dann in dem Winkel zwischen querem Einschnitt und hinterer Kopfspitze, wahrscheinlich in einer kleinen Grube, wie am besten Fig. 15 zeigt. An diesem Spermium hatte sich die Geissel am Kopf gewaltsam nach vorn umgeschlagen und von der hinteren Kopfspitze abgetrennt, sodass die letztere isoliert vorragt.

Da die hintere Kopfspitze der Geissel dicht anliegt, kann sie ein, wenn auch sehr kleines Verbindungsstück vortäuschen, welches letztere aber, wie oben geschildert, den Spermien mit langem, stabförmigen Kopf vollständig fehlt. Ferner erscheint bei einer gewissen Kopfstellung die Insertion der Geissel am Kopf exzentrisch, sodass, entsprechend dem Einschnitt, die eine Hinterfläche des hinteren Kopfendes absatzartig vorragt. (Vgl. Fig. 1, 2, 6 und 7 mit Fig. 5 und 15.)

Entfärbt man nun die vorher intensiv gefärbten Spermienköpfe (Fig. 8—15 und 24), so bleibt gewöhnlich die Gegend der beiden Hinterflächen des Kopfes und damit auch die Ansatzstelle der Geissel intensiv gefärbt. (Vgl. Fig. 7, 8, 11—13.) Alsdann erscheinen zwei hinter einander gelegene, intensiv gefärbte Pünktchen. Indessen variiert das Bild insofern, als oft nur ein Pünktchen (Fig. 9, 10 und 24), bisweilen auch gar keines (Fig. 14) sichtbar ist; das hängt wohl von der Lage des hinteren Kopfendes und vom Tinktionseffekt ab. Am beständigsten wird das vordere Pünktchen beobachtet, welches wohl hauptsächlich der Ansatzstelle der Geissel entspricht. (Vgl. Fig. 15.) Dieses Pünktchen bleibt am Kopf auch erhalten, selbst wenn die Geissel abfällt, wie der isolierte, in Kochsalzlösung stark gequollene Kopf der Fig. 25 zeigt. Auch an den sehr gequollenen Köpfen aus der dünnen Osmiumsäurelösung, an welchen ich die Binnenfaser entdeckte, findet sich hinten meist ein intensiv gefärbter Punkt, dessen Verhältnis zur Geissel aber nicht recht klar wurde (Fig. 27, 28 und 30). Soviel liess sich aber oft erkennen, dass

die Binnenfaser des Kopfes an dem Pünktchen vorbeilief, sich nicht mit ihm in Verbindung setzte.

Der Gedanke liegt nun nahe, dass die Pünktchen und wenn nicht beide, so doch wenigstens das vordere beständigere, zentralkörperchen-ähnliche Bildungen, sog. Endknöpfchen der Geissel, darstellen. In einem Deckglastrockenpräparat, welches ich mit Eisenhämatoxylin behandelte, war eine Zentralkörperfärbung in dieser Gegend indessen an keinem Kopf eingetreten. Leider stand mir kein Material mehr zur Verfügung, um diese Frage zu entscheiden.

Dass im hinteren Kopfende des reifen Petromyzonspermiums ein Zentrosom steckt, dafür sprechen die Angaben und Abbildungen, welche die Autoren, insbesondere Herfort, über die intraoval sich vollziehenden Umwandlungen des ins Ei eingedrungenen Spermiums veröffentlicht haben und welche meine Mitteilungen in willkommener Weise ergänzen können. Herfort zeichnet (l. c. Tafel IV, Fig. 9—29) dicht am hinteren Ende des im Eiprotoplasma liegenden, noch wenig veränderten Kopfes ein intensiv tingiertes Zentrosom-Pünktchen, welches er aber irrtümlich als „Mittelstück" und als „Spermahals" bezeichnet. Die betreffende Stelle lautet (l. c. pg. 71): „In einigen Fällen konnte ich mit Bestimmtheit hinter dem Spermakopfe ein distinkt gefärbtes winziges Körperchen konstatieren, den „Spermahals". Dieser sitzt dem Hinterende des Spermakopfes auf, entfernt sich mit der weiteren Entwicklung von diesem und liegt „nackt" im Protoplasma. Das Polplasma um das Sperma herum zeigt in diesen Stadien gar keine Veränderungen. Das Sperma und der von diesem getrennte Zentralkörper (Hals) liegen wie Fremdkörper im Protoplasma." In späteren Stadien bei Entwicklung der Sphärenstrahlung wird dann nach Herfort der Zentralkörper hinter dem Spermakopfe noch deutlicher.

Erklärung der Tafel VII.

Die Figuren 1—4 wurden in demselben Grössenverhältnis gezeichnet, wie die Abbildungen der Fischspermien meiner früheren Abhandlung: Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXXVI, Tafel XI., d. h. ein jeder Teilstrich des Mikrometer-Okulars No. 2 von Winkel, mit welchem die Objekte bei Winkel, homogene Immersion 1/24 mit ausgezogenem Tubus gemessen wurden und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,0009 mm wirklicher Objektgrösse ist, wurde in der Zeichnung gleich 1 Millimeter gesetzt. Die übrigen Figuren der Tafel wurden in etwas grösserem Maßstabe nach der Zeiss'schen homogenen Immersion, Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensat.-Ocular No. 12 gezeichnet.

In allen Figuren bedeutet *B* die Kopfborste, *K* den Kopf, *G* die Geissel, *V* das (vermutliche) Verbindungsstück.

Fig. 1—4. Ganze Spermien; Fig. 1 und 2 mit verschieden langem stabförmigem, Fig. 3 mit obstkernartigem, Fig. 4 mit kugelrundem Kopf. In Fig. 3 und 4 ist dicht hinter dem Kopfe ein verbindungsstückartiger Abschnitt zu sehen. In Fig. 2 ist die feine Kopfborste zu einer Schleife zusammengelegt. An der Geissel der Fig. 3 sitzen zahlreiche Protoplasmatröpfchen. Osmiumsäuredämpfe, Gentianaviolett.

Fig. 5. Isolierter, intensiv mit Gentianaviolett gefärbter Kopf, von dem die Kopfborste abgebrochen ist. Spitzenstück als kleine, hellere Spitze sichtbar. Absatzartiger Einschnitt am hinteren Kopfende bei Kantenstellung.

Fig. 6. Kopf mit vorderstem Ende der Geissel und mit erhaltener Kopfborste, an letzterer feinste Anschwellungen.

Fig. 7—15. Nach einigem Liegen entfärbte, zum Teil ein wenig gequollene Köpfe mit vorderstem Geisselende; Fig. 7, 9, 11—13 mit noch erhaltener Kopfborste, in den übrigen Figuren ist diese unmittelbar an der vorderen Kopfspitze abgebrochen. Das Spitzenstück an allen Köpfen als intensiv gefärbter Punkt sichtbar. Die Kopfborste der Fig. 7 wie in Fig 6. Über die Kopfborste der Fig. 11 siehe den Text auf Seite 10 und 11. Am hinteren Kopfende sind ein bis zwei intensiv gefärbte Pünktchen vorhanden, die in Fig. 14 nicht sichtbar sind. In Fig. 15 hat sich das vordere Geisselende gewaltsam nach vorn umgeschlagen, sodass die hintere Kopfspitze (vgl. Fig. 5) und die Insertionstelle der Geissel, letztere als intensiv gefärbter Punkt, deutlich sind.

Fig. 16. Isolierter, kurz stabförmiger Kopf mit noch erhaltener Kopfborste.

Fig. 17. Völlig isolierter Kopf mit Substanzlücke.

Fig. 18—21. Unregelmässige, obstkernartige Köpfe mit vorderem Geisselende und erhaltener Kopfborste, letztere in Fig. 18 stark hin und her gebogen. Verbindungsstückartiger Abschnitt hinter jedem Kopfe vorhanden. In Fig. 21 ist die Entfärbung des Kopfes eingetreten,

sodass ein intensiv tingiertes Spitzenstück erscheint. In den Köpfen der Fig. 18—20 ein bis drei hellere, vakuolenartige Stellen, in Fig. 21 statt dessen ein dunkler Punkt. Osmiumdämpfe, Gentianaviolett.

Fig. 22 und 23. Kugelrunde Köpfe mit vorderem Geisselende und erhaltener Kopfborste *(B)*, letztere in Fig. 23 peitschenartig umgebogen und mit feinsten Verdickungen versehen. Hinter dem Kopf ein verbindungsstückartiger Körper *(V)*.

Fig. 24. Langstabförmiger Kopf mit vorderem Geisselende und erhaltener, peitschenartig umgebogener Kopfborste. Spitzenstück am entfärbten Kopf als dunkler Punkt.

Fig. 25. In Kochsalzlösung stark gequollener, isolierter Kopf; hinten erscheint die ehemalige Insertionsstele der Geissel als intensiv gefärbter Punkt. Gentianaviolett.

Fig. 26—31. Köpfe mit vorderem Geisselende von einem Material, welches mehrere Tage in dünner Osmiumsäurelösung gelegen und sodann mit Gentianaviolett schwach gefärbt war; die peitschenartig umgebogene Kopfborste *(B)* ist nur in Fig. 31 am Kopfe sitzen geblieben, von den übrigen Köpfen aber unmittelbar an dem als dunkler Punkt erscheinenden Spitzenstück abgebrochen. Die Köpfe sind sehr stark gequollen, in ihrer Achse verläuft die Binnenfaser, welche in den Figuren 28—30 mehr oder weniger zahlreiche Spiraltouren aufweist. In den Figuren 27, 28 und 30 findet sich hinten neben der Binnenfaser ein intensiv gefärbter Punkt.

Aus der hydrotherapeutischen Anstalt der Universität Berlin.

Über Hautsinnesorgane neben dem menschlichen Haar (Haarscheiben) und ihre vergleichend-anatomische Bedeutung.

Von

Dr. **Felix Pinkus** in Berlin.

Hierzu Tafel VIII—XI.

In einigen kurzen Mitteilungen habe ich die Aufmerksamkeit auf ein kleines Gebilde der menschlichen Haut zu lenken gesucht, welches durch seinen Bau und seine Nervenversorgung seine Zugehörigkeit zum Hautsinnesapparat beweist, und welches durch seine topographische Anlehnung an die Haare für deren Bedeutung und Ableitung wichtige Fingerzeige darzubieten scheint. Wenn auch bisher die physiologische Untersuchung noch keine Anhaltspunkte für die Funktion dieser Nervenendapparate dargeboten hat, so sind wir durch das Vorhandensein von anatomischen Vergleichsbefunden doch wenigstens in den Stand gesetzt, die morphologische Einordnung unter bereits bekannte Bildungen anderer Wirbeltiere vorzunehmen.

Vergleichend anatomische Untersuchungen boten in weit voneinander und vom Menschen entfernten Tierklassen ähnlich aussehende Organe dar; durch einige neue Befunde gelang es, diese zu Beginn noch unerreichbar weit auseinanderstehenden Vorkommnisse einander zu nähern, und es zeigte sich — wenn auch noch sehr grosse Lücken auszufüllen sind — zunächst einmal das Vorkommen dieser Organe über die ganze Säugetierreihe hin verbreitet. Sodann kann es wohl als gesichert angesehen werden, dass ein Zusammenhang der Säugetierorgane mit ähnlich gebauten der Reptilien- und Amphibienhaut besteht. Es ergibt sich also das Vorhandensein eines einheitlichen Epidermissinnesorgans durch eine weit grössere Strecke der Wirbeltierreihe hin als sie die meisten anderen epidermoidalen Organe (Federn, Haare, Drüsen) aufweisen können. Das Ziel vorliegender Arbeit soll es sein, durch Zusammenstellung der Befunde und ihre Vergleichung den Beweis für diese Anschauungen zu liefern.

Da meine bisherigen Mitteilungen nur kurze Schilderungen enthalten haben, gebe ich zunächst eine möglichst genaue Beschreibung des Verhaltens beim Menschen, an welche sich die der übrigen Säugetiere anschliessen wird. Ich bemerke im voraus, dass die einzige Andeutung dieser Organe beim Menschen meines Wissens von Leontowitsch (cf. das Zitat S. 134) gegeben worden ist.

I. Haarscheibe des Menschen.

Am leichtesten sind diese Organe am lebendigen Menschen zu beobachten. Sie kommen ohne Ausnahme, wenn auch bisweilen spärlich oder undeutlich sichtbar, bei jedem Menschen vor. Zuweilen sind sie in ausserordentlicher Zahl und Grösse vorhanden. Man findet sie am leichtesten in folgender Weise:

Betrachtet man die Vola des eigenen Oberarms, der Ellbeuge und des Vorderarms, so sieht man in dieser meist wenig behaarten, wenigstens in der Mittellinie nur von kleinen Haaren bestandenen Region ein System von spitzwinklig sich schneidenden Furchen. Dies ist das über den ganzen behaarten Körper verbreitete Faltennetz, durch welches die drei- bis vieleckigen Felder der Haut begrenzt werden. Meistens laufen je fünf dieser Furchen in einem Haarpunkt zusammen. Di so begrenzten Felder zeigen einen matten, sammetartigen Glanz. Jede Bemühung, sich über die durchschnittliche Gestalt dieser Felder eine bestimmte Ansicht zu bilden, scheitert an der Mannigfaltigkeit der Übergänge. Eine gewisse Gleichmässigkeit wird nur dadurch erzeugt, dass bei der Verschiedenartigkeit der Gestalt alle Übergänge in Form und Grösse der Baufelder durcheinander vorkommen, also sicher gar keine Regel besteht. Inmitten dieses durch seine vielfachen Linien verwirrenden Anblicks sieht man Gebilde von scharf umschriebener Form sich abheben. Zuerst entdeckt man, in Abständen von einigen Millimetern, glitzernde Plättchen. Fasst man eines nach dem anderen ins Auge, so ergibt sich, dass sie rund sind, scharf begrenzt von einer Furche, dass stets neben ihnen ein Haar die Haut durchbricht Fig. 3 und 4.

Diese glitzernden Flächen sieht man am besten an der wohlgenährten, blassen, weichen Haut erwachsener junger Männer mit dunkler, nicht zu starker Behaarung; zuweilen ist auch die

stark fettabsondernde Haut von blonden Individuen mit sogenanntem seborrhoischem Habitus sehr geeignet. Doch kommen sie ausnahmslos bei allen Menschen, männlichen wie weiblichen Geschlechts, vor.

Hat man sich erst einmal von dem Vorhandensein der Scheiben überzeugt, so erleichtert ihre Eigenschaft, stets einem Haar benachbart zu sein, ausserordentlich ihr Auffinden. Man kann es als Regel betrachten, dass die Scheibe in dem spitzen Winkel liegt, welchen der freie Haarschaft mit der Hautoberfläche bildet. Biegt man das Haar mittels eines feinen Instruments (Nadel) zurück, so sieht man dicht neben seiner Austrittsstelle ein rundes oder ovales, flaches Knötchen wie einen kleinen Knopf in die Hautfelderung eingepasst. Es unterscheidet sich durch seine runde Begrenzung scharf von den geraden Linien der übrigen Hautfältchen. Seine Grösse ist so erheblich, dass es als höchst auffällig betrachtet werden muss, dass bisher keine Beschreibung dieses Gebildes in der Literatur vorliegt. Seine Maße betragen oft $^1/_2$ bis 1 mm, also fast die Grösse eines gewöhnlichen Stecknadelknopfs. In seltenen Fällen habe ich einen Durchmesser von mehr als 1 mm nach Länge und Breite (vornehmlich vorn am Bauch, in Nabelhöhe und etwas darunter) beobachtet. Dagegen ist die Höhe sehr gering und überragt oft kaum das Niveau der umgebenden Haut.

Die Haarscheibe liegt nicht immer genau in der Längsachsenebene des benachbarten Haares. In nicht gerade geringer Anzahl kommen Abweichungen nach rechts oder nach links vor. Ob Verlagerungen an die Seite des stumpfen Winkels zwischen freiem Haarschaft und Hautoberfläche vorkommen, vermag ich nicht zu entscheiden, da zur Verifizierung stets eine mikroskopische Untersuchung der betreffenden Stelle erforderlich wäre, die nicht immer ausführbar war: wo ich aber in der Lage gewesen bin, Haarscheiben, die scheinbar in regelwidriger Lage zum Haar sich befanden oder ganz ohne Beziehung zum Haar zu sein schienen, histologisch mitsamt ihrer Umgebung in Serienschnitten zu untersuchen, da fand ich stets, dass eine andere, mit blossem Auge nicht sichtbar gewesene kleine Haargruppe in typischer Beziehung zur Haarscheibe lag.

Untersucht man die Haut des lebenden Menschen, oder noch besser, das durch einen Scherenschlag exzidierte Haut-

stückchen, welches die Haarscheibe enthält, unter der stark vergrössernden binokulären Lupe, so erscheint die Oberfläche der Haarscheibe ganz fein chagriniert, leicht gewölbt und nur am Rande schärfer abfallend. Man hat bei dieser 25—50fachen Vergrösserung des einzelnen Organs noch mehr als bei übersichtlicher Betrachtung der ganzen Haut mit blossem Auge den Eindruck, als läge es auf die Haut aufgelagert, sodass es die Hautfurchen, welche auf seine Stelle zustreben, unterbricht.

Das von der Haarscheibe eingenommene Gebiet bildet im allgemeinen eine grössere einheitliche Fläche als die umgebenden, meist recht kleinen und durch breite Furchen voneinander getrennten polygonalen Hautfelder. Das Chagrin seiner Oberfläche ist äusserst fein, gleichmässig aus runden, flachen, gewölbten Buckeln bestehend und erinnert sehr an das von G. Meissner zuerst beschriebene und in seiner Bedeutung für die Tastempfindung gewürdigte viel gröbere Konvexchagrin der Rückseite der Finger und des Handrückens. Die plane Oberfläche, welcher ungefaltet und weniger zur Schuppung geneigt als in der eckigbegrenzten Umgebung, eine festgefügte Hornschicht (cf. die histologische Beschreibung) aufliegt, lässt das Gebilde bei schräg auffallendem Licht glänzender erscheinen als die übrige Haut, während es bei senkrechter Betrachtung hornartig graulich durchscheint. Möglicherweise trägt die häufig zu beobachtende Pigmentfreiheit zur Erhöhung des Eindrucks bei, dass diese Organe weisser seien als die Umgebung. Ganz besonders deutlich erkennt man dies bei dunkel pigmentierten Europäern, die zuweilen, namentlich an Bauch und Lenden, wie weiss getüpfelt erscheinen[1]). Auch in blauen Tätowierungen erscheinen sie oft als runde, weissliche Flecke. Bei dunkleren Rassen indessen (Neger, Japaner) sind sie so dunkel wie die Umgebung.

Ich glaube, behaupten zu dürfen, dass die Haarscheiben ohne Ausnahme bei jedem Menschen vorkommen. Ihre Häufigkeit, mehr aber noch ihre Deutlichkeit schwankt in den weitesten Grenzen. Oft erfordert es langwieriges Suchen, bis es gelingt, auch nur eine einwandsfrei zu Gesicht zu bringen, oft glitzert

---

[1]) Von dieser weissen Tüpfelung ist die häufigere und gröbere, welche durch Weissfärbung des ganzen ciriumfollikulären Gebietes erzeugt ist, zu unterscheiden.

der ganze Arm oder Bauch oder Nacken von fast stecknadelgrossen Scheiben.

Im allgemeinen sind sie besser ausgebildet bei Männern als bei Frauen. Recht deutlich sichtbar werden sie erst in der Pubertät, zur Zeit des verstärkten Haarwachstums. Am grössten und in besonders charakteristischer Form findet man sie bei Männern von nicht zu starker Behaarung. Sie bevorzugen kleine bis mittlere Haare, vor allem eine Körperbehaarung, bei welcher die Lanugo ein wenig an Stärke zugenommen hat, pigmenthaltig ist, und bei der die Haare sehr schräg hervorkommen, der Hautoberfläche fast anliegen, nur 1 - 2 cm lang und gerade sind, und nicht durch ihre Länge sich bereits biegen und kräuseln. An starken Körperhaaren sind sie seltener zu finden. Sie bevorzugen also kurzbehaarte Partien. Am häufigsten sind sie zu finden an Nacken und Schultern und an den Seitenteilen des Bauches. Dort sind sie auch am grössten. Ebenfalls fast konstant befinden sie sich an der Volarseite des Oberarms, der Ellbeuge und der oberen $^{2}/_{3}$ des Vorderarms. Dann folgt Oberschenkel, Rücken und Gesäss, Vorderfläche des Körpers, wobei sie oft, je nach der Behaarung, auch vorn am Bauch sehr deutlich sein können. Zuweilen sieht man sie an der Dorsalseite der Arme, am Unterschenkel, am Halse vorn und seitlich, selten an den Füssen, den Zehen und den Augenbrauen. Nie habe ich sie bisher am behaarten Kopf, der Stirn und dem grössten Teil des Gesichts, sehr selten an den Wangen und der Unterkieferpartie gesehen. Auch die Hände und das männliche Glied sind, wenigstens beim Europäer, frei. An den unbehaarten Teilen (Handteller und Fusssohlen, oberes Augenlid) fehlen, wie die Haare, auch die Haarscheiben.

Ehe die menschliche Haut in die Pubertätsentwicklung eintritt, sind die Haarscheiben meistens nur sehr schwer zu erkennen. Bei genauem Suchen findet man sie bereits an der Haut des Neugebornen, und nicht selten sind sie bereits bei 4 7 jährigen Kindern recht stattlich ausgebildet. Doch wird man auch oft vergeblich bei Kindern noch höheren Alters nach ihnen spähen. In hohem Alter verschwindet die Möglichkeit ihrer Erkennung, falls die Haut fettlos, trocken, schilfernd und knittrig geworden ist. So gelingt es oft bei 60jährigen nicht mehr, sie zu entdecken. Andererseits bleiben sie bei praller,

fetter Haut auch bei 80jährigen Greisen noch sehr deutlich, ganz besonders da, wo die Haut der Unterlage fest und gespannt aufliegt, vornehmlich in den Suprascapulargegenden.

Dasselbe Verhalten wie knittrige, atrophische Greisenhaut zeigt die Haut von Leichen. Während mehrere Stunden nach dem Tode die Haarscheiben noch deutlich zu sehen sind, verschwinden sie mit dem Verlust des Turgors der Haut etwa 24 Stunden nach dem Ableben und sind dann sogar bei 20jährigen Männern, deren Haut all die obenerwähnten Vorbedingungen für leichtes Auffinden dargeboten hatte, vollkommen dem Blicke entzogen. Nur bei hydropischen Leichen, deren Haut sehr lange prallgespannt bleibt, sind sie auch auf dem Sektionstische oft noch deutlich zu erkennen. Zuweilen sieht man sie aber später, an etwas eingetrockneten konservierten Leichenteilen wieder recht gut.

Bei zwei Frauen mittleren Alters, welche seit Jahren fast am ganzen Körpen haarlos waren (alopecia totalis), waren am Hals und Bauch sowie an den Armen die Haarscheiben in normaler Menge und grosser Deutlichkeit vorhanden, auch bei dem von mir vor Jahren beschriebenen, nunmehr 14 Jahre alten hypotrichotischen Knaben sind sie am Körper und den Extremitäten wohl ausgebildet. Ihr Vorkommen ist demnach nicht an die Persistenz des Haares gebunden, und ebensowenig wird das Wachstum des Haares durch Verlust der Haarscheibe (durch Exzision oder Elektrolyse) in irgend einer Weise gestört.

Die Häufigkeit und der Grad der Ausbreitung ist bei den verschiedenen Menschenrassen verschieden. Sehr deutlich sind sie beim Neger; ganz ausserordentlich zahlreich und weitverbreitet stehen sie aber auf der fast haarlosen Haut des Japaners. Ich habe sie dort volar und dorsal am Arm gesehen, und sie bis auf den Handrücken verfolgen können, was beim Europäer sehr selten gelingt.

Ebenso charakteristisch wie das Aussehen vom blossen Auge ist der mikroskopische Bau der Haarscheiben. Es muss von vornherein bemerkt werden, dass eine ganz genaue Identifizierung des an der Haut gesehenen mit dem mikroskopischen Bilde im Anfange der Untersuchung in folgender Weise erstrebt und erreicht wurde. Die Haarscheibe mit dem anliegenden Follikelloche wurde durch einen Tintenkreis umzeichnet, mit

gebogener Schere oder Skalpell exzidiert und alsbald mit der Lupe auf das Gelingen der Exzision hin untersucht und gezeichnet. Nach der Härtung wurde eine genaue Zeichnung des meist myrthenblattförmigen Stückes angefertigt, das Stück in Paraffin eingebettet und in eine Schnittserie, quer zur Längsachse des Stückes, zerlegt, um möglichst kleine Schnitte zur Untersuchung zu erhalten. Da die Stückchen immer nur ganz klein waren, sodass nur wenig umgebende Haut rechts und links von der Haarscheibe mit herausgeschnitten worden war, gelang es, in diesen Querschnitten unschwer festzustellen, wo eine abweichende Epidermisformation vorhanden war. Noch deutlicher sichtbar wurden die gröberen Verhältnisse in den Wachsplattenrekonstruktionen, welche nach Borns Methode aus einer Anzahl dieser Schnittserien angefertigt wurden. Es ergab sich als Schluss der Beweisführung, dass in dem histologischen Bild in Wahrheit das an der lebenden Haut sichtbar gewesene Knötchen getroffen sei, eine vollkommene Übereinstimmung aller Falten und Erhebungen der ursprünglichen Zeichnung und des Modells. Durch immer wiederholte Vergleichungen von makroskopischem Aussehen und histologischem Befund ist jeder Zweifel ausgeschlossen, dass das Gebilde, welches ich im folgenden beschreiben werde, der Haarscheibe entspricht.

Inmitten der unregelmässig gefalteten Haut des kleinen exzidierten Stückchens, dessen Epithel Erhöhungen und Einsenkungen von nicht genauer zu klassifizierender Form darbietet, springt ein auffallend regelmässig gebautes kleines Gebiet ins Auge. Es ist (im Schnitt) rechts und links scharf abgegrenzt durch eine Epitheleinsenkung, die eine seichte aber scharfe Falte bildet. Die Epidermisoberfläche der Umgebung, ausserhalb dieser Falte, verläuft grobwellig. Innerhalb der Falte ist die Oberfläche fast plan, von der Peripherie sanft zu dem zentralen Plateau aufsteigend und dort, entsprechend dem oben erwähnten Konvexchagrin, ganz flachwellig (Fig. 1, 2—5, 8).

Die Hornschicht ist fester, erscheint weniger wabenartig locker als in der Umgebung, an ihr ist die derbere basale Lage, eine breite, mittlere, helle Lage, in der oft noch Kerne zu erkennen sind, und eine dunklere oberste Lage in gleichmässiger Schichtung zu erkennen. Nur die normalerweise abschilfernde Oberfläche ist ein wenig aufgelockert, blättrig. Unter der Horn-

schicht folgt ein breites Stratum lucidum. Unter ihm liegen in 1–2 Reihen die keratohyalinhaltigen Zellen dem flachen Bogen des Rete Malpighi auf. Das Rete besteht aus einer dickeren Zellenmasse als die Epidermis der Umgebung. Die obersten Reihen bestehen aus grösseren Zellen, während die dem Stratum cylindricum genäherten Zellen eher kleiner sind als die durchschnittlichen Epidermiszellen

Die Unterfläche der Haarscheibe unterscheidet sich in ganz ausserordentlich hohem Grade von der Unterfläche der Umgebung. Ihr eigentümlicher Bau beginnt scharf an einem bestimmten Punkt, welcher auf der scharfen Ecke des Randwalls liegt. Mit diesem Namen bezeichne ich der leichteren Verständigung halber den tief herabreichenden Retezapfen, welcher die äussere Umgrenzung der Haarscheibe an der Epidermisunterseite darstellt. In dem von ihm abgegrenzten Cutis- und Epidermisbezirk ist all dasjenige vorhanden und eingeschlossen, was von wichtigen Bestandteilen zur Haarscheibe gehört Der Randwall ist im gewöhnlich gefärbten Schnitt (Hämatoxylin und andere Kernfärbungen) das Gebilde, an dem die Haarscheibe stets bei schwacher Vergrösserung zu erkennen ist Seine Ausbildung ist verschieden, aber immer ist er so gross, dass er an allen senkrechten Schnitten durch die Haarscheibe deutlich erkennbar ist. Er ragt nach innen unten in die Cutis hinein, und während er breitbasig entspringt, endet er mit scharfen Rande. Meist ist er ein wenig nach innen konkav gewölbt. Auf tangentialen Schnitten liegt er als dünne Epithelspange unter der Epidermis (Fig. 1). An seiner scharfen Kante beginnt urplötzlich eine andere Epithelformation, welche die ganze Innen- resp Unterfläche der Haarscheibe einnimmt. Die Haarscheibe steht dadurch im scharfen Gegensatz zur Umgebung, da sogar die Aussenfläche des Randwalls noch von der gewöhnlichen, niedrigzylindrischen bis kubischen Form der basalen Zellschicht der umgebenden Epidermis überzogen wird (Fig. 2, 7).

Die Zellen der Unterfläche der Haarscheibe sind im allgemeinen höher und schmalerzylindrisch als die der Umgebung. Diese hohen Zylinderzellen bekleiden den grössten Teil der Unterfläche. Diese Fläche liegt im ganzen etwas gegen die Umgebung erhaben. Sie zeigt nicht deren grobe Faltungen und flachen, breiten Wellen, sondern ist durch schmalere und breitere, zum Teil knopfartige Retezapfen sehr bewegt. Namentlich in den

mittleren Partien ragen ein oder mehrere dicke Retezapfen von verschiedener Länge in die Tiefe (Fig. 20). Diese Retezapfen sind im allgemeinen aus dichtgedrängten, kubischen Zellen aufgebaut, und an ihrer Basis von den erwähnten hohen Zylinderzellen umgeben. Ihre Zellen stehen meistens senkrecht auf der Cutisgrenze, sind also radiär um die Zapfen herum angeordnet. Wo die Zapfen schmal sind und im Durchschnitt nur aus zwei Zelllagen bestehen, sieht man sie aus ziegelartig parallel übereinandergeschichteten Zellsäulen gebildet. Dicht unter diesen Retezapfen ist die Cutis häufig ein wenig abgelöst (Lymphraum?, Fig. 2). Doch fehlt diese Spalte bei besonders exakten Härtungsarten (Flemming'sche Lösung) fast ganz, sodass die Möglichkeit, sie sei wenigstens zum Teil durch die Präparation bedingt, nicht von der Hand zu weisen ist. Diese Epidermiszapfen sind die Stellen, an denen sich ganz besonders die Nerven verteilen, und an denen sich namentlich die zelligen Nervenendigungen vorfinden, welche wir alsbald betrachten wollen. Sie sind vermutlich mit den von Merkel beschriebenen Epithelzapfen mit Tastzellen zu identifizieren, welche in der Sohle des Maulwurfs vorkommen (Taf. XV, Fig. 17, Seite 135). Die hohen Zylinderzellen dagegen liegen meistens in schwach innervierten oder in den ganz nervenfreien Strecken, scheinen demnach das zwischen den sensorischen Partien liegende Stützepithel darzustellen. Während die basalen Zellen der Umgebung eine deutliche Ansammlung hellbraunen, körnigen Pigments enthalten, sind die hohen Zylinderzellen der Haarscheibe fast immer frei davon. Die tiefer hinabreichenden breiten Zapfen sind dagegen oft pigmentiert.

Durch den Randwall wird die Cutis im Bereich der Haarscheibe halsartig eingeschnürt. Diese knopfförmige grosse Cutispapille erfüllt den Innenraum des Haarscheibenbezirks mit lockerem, feinfaserigen Bindegewebe. Erst eine geringe Strecke unter der Scheibe beginnen die groben, sich netzförmig durchflechtenden Faserbündel der Cutis propria. Die Haarscheibencutis ist somit deutlich als ein andersartiges Gewebe erkennbar. Sie hat im ganzen den Typus des Bindegewebes in den Papillen bezüglich ihres Aussehens (Rosafärbung der feinen Bindegewebsfasern mit van Giesons Färbung gegenüber dem gelbroten Ton der groben Koriumbündel) und ihrer elastischen Fasern und stimmt auch in

ihren wichtigsten Eigenschaften, im Gefäss- und Nervengehalt, prinzipiell mit den Eigenschaften des Papillarkörpers überein. Die Anordnung und Mächtigkeit dieser Bildungen, vor allem die Nervenverteilung, unterscheidet sie aber scharf von allen zufällig vielleicht einmal ähnlich konfigurierten breiteren Cutispapillen.

Die Gefässe steigen mit den Nerven zugleich von der Seite des Haares her in die Haarscheibe hinein und verästeln sich in der Form einer flach ausgebreiteten Baumkrone (Fig. 5, 6). Es lässt sich über sie nichts genaueres aussagen, als dass sie in der Form gewöhnlicher dünner Gefässe vom Typus des oberflächlichsten Gefässnetzes und der Papillarschlingen (Spalteholz) sich so verteilen, dass jede Randausbuchtung, zwischen Randwall und Unterfläche der Haarscheibenepidermis, eine Schlinge erhält, demnach ungefähr 10 bis 20 derartiger kleiner Gefässchen an das Epithel heranziehen. Auch die Mitte der Haarscheibe wird in ähnlicher Weise versorgt. Im ganzen ist es nicht gelungen, aus dieser Form der Vaskularisation etwas über die Bedeutung der Haarscheibe festzustellen. Es muss nur bemerkt werden, dass diesselbe um einen sehr bedeutenden Grad stärker ist als die Gefässversorgung der Umgebung.

Von weit grösserer Bedeutung scheint der Gehalt an Nervenfasern und Nervenendapparaten zu sein, welcher sofort die Eigenschaft der Haarscheibe als eines nervösen Endorgans klarlegt.

Die Untersuchung wurde anfangs an Gold- und Golgi-Präparaten unternommen, welche aber nur mässige und teils lückenhafte, teils nicht zweifellose Resultate ergaben. Bessere Präparate, welche namentlich die gröberen Anordnungen sehr gut darstellten, bot die Schwärzung der Achsenzylinder durch Fixierung des frischen Hautstückchens in Palladiumchlorürlösung (zwei bis vier Tage lang). Nach Alkoholhärtung und Paraffineinbettung ergaben derartig behandelte Hautstücke ganz sichere Bilder, in denen nur die geringe Färbbarkeit der übrigen Gewebselemente und einige Formveränderungen (namentlich im Epithel) störend wirkten. Als erst einmal die Nervenverteilung bekannt war, genügte die gewöhnliche Hämatoxylin-Pikrinsäure-Fuchsin-S-Färbung (van Gieson) oder eine Färbung der elastischen Fasern, um die Nerven bis in die Nähe des Epithels verfolgen zu können. Allein von allen Methoden ergab aber nur die Methylenblaufärbung Ehrlichs

(in der Modifikation von Dogiel-Bethe) Übersichtsbilder über die ganze Haarscheibe, und vor allem die Möglichkeit des Studiums der feineren Verhältnisse.

Im Prinzip ist der Befund bei allen von mir untersuchten Haarscheiben der gleiche gewesen, mit welcher Methode auch immer die Nerven zur Erscheinung gebracht wurden, und ganz gleichmässig an allen verschiedenen Stellen des Körpers verschiedener Menschen. Für die vitalen Färbungen ist es einleuchtend, dass nur Stückchen meiner eigenen Haut zur Verwendung kommen konnten, die ich mit der Schere ohne anaesthesierende Mittel an Arm und Bauch entnahm.

Von der Seite, wo das zur Scheibe gehörige Haar liegt, zieht ein Bündel von Nervenfasern schräg zur Epidermis empor. Von diesem Nervenstamm gehen zunächst Fasern zur äusseren Wurzelscheide des Haares ab. Der Rest, aus vier bis sechs dickeren Fasern bestehend, setzt seinen schrägen Verlauf fort und zieht mitten auf die Unterfläche der Haarscheibe los (Fig. 2, 4 N meiner zweiten Mitteilung, Fig. 5, 6). Nicht weit von ihr entfernt, in der Höhe des oberflächlichen Gefässnetzes, und dessen Verzweigungen in groben Zügen folgend, trennen sich die Fasern des Nervenbündels voneinander und breiten sich in der Fläche der Haarscheibe mit einer ausserordentlich grossen Zahl von Fäserchen aus, versorgen, die Gefässe umspinnend, deren Wände und steigen zum Epithel empor, wo sie in verschiedener Weise ihr Ende finden. Der Aufstieg zum Epithel ist niemals geradlinig, sondern oft ein äusserst weiter Umweg, wie es Fig. 5 zeigt, zuweilen die ganze Peripherie der Scheibe umgreifend.

Bis in die entferntesten Ecken dringen Nerven vor. Die Nervenendigungen liegen teils um die Gefässe herum, teils an oder sogar in der Epidermis. Die Endverzweigungen der Nerven sind teils als feine Ausläufer zu sehen (einfache Nervenendigungen Botezat), teils mit Knöpfchen versehen und sitzen dann wie eine Dolde oder Trugdolde zu mehreren an einem gemeinsamen Stiel (Endbäumchen, Szymonovicz, Botezat). Ein Unterschied derart, dass die Gefässwände oder die Epidermisgrenze eine dieser beiden Arten in vorwiegender Zahl besässe, scheint nicht zu bestehen. Ebensowenig besteht ein Unterschied in der Verteilung der Tastmenisken, welche sowohl an den Gefässwänden, als auch an der Epidermisgrenze

und an die basalen Epithelzellen angelagert, in mässig grosser Zahl vorhanden sind. Sie bestehen in blaurotgefärbten, ovalen, kleinen, kernähnlichen Gebilden (vitale Methylenblaufärbung, Karminnachfärbung), an die eine Nervenfaser herantritt, sie umschlingend und an ihnen sich verteilend. Diese Verhältnisse sind erst kürzlich von Botezat wieder beschrieben und abgebildet worden (Fig. 3, Eimer'sche Organe; Gaumen Fig. 4, 7), mit viel grösseren Einzelheiten, als sich an meinen gelungensten Präparaten feststellen liessen. Ich unterlasse es daher, auf die feinere Textur dieser Gebilde einzugehen, da ich nur Unvollkommenes beschreiben könnte. So ist es mir vor allem nur selten gelungen, ein Stückchen der Nervenfaser über den Tastmeniskus hinaus mit Sicherheit zu verfolgen. Da aber in dieser Arbeit nur die grobe Morphologie und die vergleichende Bedeutung dieser neuen Hautsinnesorgane behandelt werden soll, glaube ich mich mit den obengemachten Angaben begnügen zu können, welche eine Übereinstimmung mit den Funden des erwähnten, äusserst exakten Forschers zur Genüge beweisen.

Die Endigung mit Einschaltung von Tastmenisken findet sich in der Epidermis ganz besonders an den oben beschriebenen dicken Retezapfen vor, sodass sie in dieser Beziehung eine nicht geringe morphologische Ähnlichkeit mit den basalen Enden der „Puffer" der Eimer'schen Organe, dem Zapfen mit Tastzellen in der Maulwurfssohle und mit den basalen Zellen der äusseren Wurzelscheide von Tasthaaren erhalten.

Die Unterfläche des Haarscheibenepithels erscheint durch die vielfachen Nervenfasern wie in einen Nervenkorb eingehüllt, namentlich an den breiten Retezapfen (Fig. 6).

In auffallendem Gegensatz zu dieser starken Innervierung der Haarscheibe steht die fast vollkommene Nervenlosigkeit der umgebenden Oberflächenepidermis. Dass die Haare gleichfalls stark mit Nerven versorgt sind, ist bekannt (Retzius) und wurde bereits erwähnt. Die übrige Epidermis wird in meinen Präparaten nur hier und da von einem kleinen Zweiglein versorgt. Ich will nicht entscheiden, ob diese Nervenfreiheit wirklich besteht, oder ob etwa doch vorhandene Nerven durch die angewandte Dogiel'sche Methode nur nicht zur Darstellung gelangten. Indessen sprechen die Resultate der Markscheidenfärbung gleichfalls für eine relative Nervenfreiheit der um-

gebenden Haut. Soviel ist jedenfalls mit Sicherheit erwiesen, dass nach den angewandten Methoden, vor allem mit der Methylenblautinktion der überlebenden Haut, sich im Gebiete der Haarscheibe ein ganz ausserordentlich starker Nervengehalt nachweisen lässt.

Es handelt sich also, wenn wir das bisher gezeichnete histologische Bild kurz zusammenfassen, um eine scharf umschriebene Partie von Epidermis und oberflächlicher Cutis, welche um einen durch Nerveneintritt und Gefässeintritt gekennzeichneten Stiel herum angeordnet ist, und welche durch die Verteilung der Nerven und Gefässe, sowie durch Form und Anordnung ihres Epithels ein (radiärgebautes) nervöses Hautorgan darstellt. Sie erfüllt einen Teil der oberen Seite des Dreiecks, welches von Hautoberfläche, Haarfollikel und m. arrector pili gebildet wird.

Über die physiologische Funktion der Haarscheibe haben wir, wie ich bereits erwähnte, bisher keine Kenntnisse. Berührung, Kälte- und Wärmereiz, Schmerzempfindung mit Nadelstichen und mit dem galvanischen Strom geprüft, ergaben keine ausschliesslich hier lokalisierten Gefühlsqualitäten. Jede dieser Empfindungen war gelegentlich hier besonders stark, gelegentlich abgestumpft, und ganz besonders fand sich eine Abschwächung für leicht schmerzhafte Stiche: eine Abweichung, welche vielleicht durch die Verdickung der Epidermis ausreichend erklärt ist. Bei einer grossen Reihe der allerverschiedensten Hautkrankheiten wurde auf einen etwa bevorzugten Sitz in diesen Teilen geachtet; indessen fand sich entweder gar keine, die Haarscheiben in gesonderter Weise treffende Veränderung, vielmehr ein einfaches Miteinbeziehen in den grossen Krankheitsprozess (Psoriasis, Ekzem, Syphilis), oder sogar eine Aussparung, sodass die Haarscheiben am längsten freiblieben von Rötung und Schwellung (Quecksilbererythem, Tätowierung). Bei einer so exquisit mit nervösen Erscheinungen (Jucken) verlaufenden Hautaffektion wie dem Lichen planus waren die Haarscheiben immer nur in den anderswo beginnenden Prozess sekundär einbezogen oder, wie ich vor Jahren an einem besonders jungen Knötchen abbildete, erst sehr spät und nur gelegentlich ergriffen worden.

Durch M e r k e l s umfassendes Werk ist es bekannt, wie reichlich die von ihm benannten Tastzellen in der Haut des

Menschen vorkommen. Er fand sie so reichlich, wie man sie bei manchen Tieren auch an dichtestbesetzten Plätzen nicht findet, an Brust, Rücken, Bauch, Oberschenkel, Unterschenkel, Arm und Hals. Am reichlichsten standen sie an Bauch und Oberschenkel, an der Vola der Finger spärlich, an ihrem Dorsum zahlreich (S. 135). Die Fundstellen stimmen demnach mit denen der Haarscheiben gut überein. Die Zusammenfassung in besonderen, schon mit blossem Auge erkennbaren Organen wird indessen nicht erwähnt. Diese scheint meines Wissens nur an einer Stelle des Werkes von Leontowitsch über die Innervation der menschlichen Haut erkannt worden zu sein (S. 288, Fig. 35). Dieser Autor beschreibt Verhältnisse, welche denen unserer Fig. 13 ganz ähnlich sind. An einer Stelle des Unterschenkels fand er in einem von drei Schweissdrüsen begrenzten Raum eine ungeheuer grosse Papille von 390 μ Länge, 200 μ Breite, in einer mützenförmigen Epithelkappe, erfüllt mit zahlreichen, bald klein-, bald grossplattenvarikösen Verzweigungen von Nervenfasern. Das benachbarte Epithel (ausser zwei seitlich liegenden, kleinen aber tiefen Papillen) war in recht weiter Ausdehnung frei von papillären Erhebungen und zeigte nur wenige Nervenendigungen.

Es ist einleuchtend, dass ein so typisch gebautes und so konstant vorkommendes Gebilde von vornherein schon als ein wichtiges Organ angesehen werden muss, auch solange seine physiologische Bedeutung noch nicht erkannt ist. In dieser Ansicht wurde ich umsomehr bestärkt, je öfter ich beim Suchen vergleichend anatomischer Analogien ähnliche Gebilde bei niederen Tieren antraf.

In meinen ersten beiden Mitteilungen gebe ich bereits die Anhaltspunkte, mit deren Hilfe ich zu einem befriedigenden Ergebnis bezüglich der morphologischen Stellung der Haarscheiben gekommen bin. In dieser Arbeit vermag ich die dort angedeuteten Schlüsse durch den Fund von Zwischenstufen und auf Grund eigener Untersuchungen, welche mir einerseits durch die Leiter der Freiburger anatomischen Anstalt, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Wiedersheim und Herrn Prof. Dr. Keibel, sowie die gütige Beihilfe von Herrn Dr. E. Fischer in Freiburg, andererseits durch die Hilfsbereitschaft der Herren Professor Fuerbringer in Heidelberg und Semon in München ermöglicht wurden, zu bekräftigen. Ich stelle die Befunde an der

Säugetierhaut in der Reihenfolge dar, in welcher mir die Entdeckung geglückt ist, und nicht in der Reihenfolge, welche das zoologische System ergeben würde. Der Grund dieses Verfahrens liegt in der Berücksichtigung des Gedankenganges, welcher zur Entdeckung der Zwischenstufen Veranlassung gab.

In meiner ersten Mitteilung vermutete ich Beziehungen der menschlichen Haarscheiben zu den von Fr. Roemer bei Echidnabeuteljungen beschriebenen „Tuberkeln". Durch die Güte der Herren Prof. K. Fuerbringer und Semon und das freundliche Entgegenkommen von Herrn Dr. Fr. Roemer selbst bin ich in den Stand gesetzt, über die Befunde des wertvollsten, embryonalen Echidnamaterials aus eigener Anschauung zu berichten, sowie eigene Funde erwachsener Echidna und Ornithorhynchus mitzuteilen. Die genauere Beschreibung dieser Befunde an der Monotremenhaut bleibt einer ausführlicheren Bearbeitung vorbehalten. Hier gebe ich die Tatsachen und Abbildungen nur so weit, als sie für die im weiteren Verlaufe erörterten Theorien von Bedeutung sind.

II. Nervöse Hautapparate der Monotremen.

Mir stand folgendes Material zur Verfügung:

Echidnahaut, Stadium 52, 53, 54 von Herrn Prof. Semon.

Echidna, jüngere und dieselben älteren Stadien, aus der Sammlung des Herrn Prof. Semon, durch die Güte des Herrn Prof. Keibel zur Besichtigung.

Echidna, erwachsen, zwei Exemplare des Freiburger anatomischen Instituts, von deren einem ich zum Zweck mikroskopischer Untersuchung Hautstücke entnommen habe.

Ornithorhynchus erwachsen, a) Exemplar des Freiburger anatomischen Instituts, b) Kopf- und Schnabelhaut eines Tieres von Herrn Prof. Fuerbringer, c) Hautschnitte in Serien von Herrn Dr. phil. Fritz Roemer.

Bei älteren Stadien von Echidnabeuteljungen entdeckte Roemer um die Stacheln herum kleine, runde Erhebungen der Haut; es fielen ihm bei diesen „Tuberkeln" vor allem die grosse Regelmässigkeit der Verteilung und die Beziehungen zu den Stacheln auf. Wegen der abweichenden Deutung, welche ich gezwungen bin, diesen Gebilden zu geben, andererseits aber wegen der vortrefflichen Beschreibung, welche Roemer lieferte,

und die ich nicht durch eigene Worte ersetzen zu können meine, zitiere ich die wichtigsten Stellen von Roemers Befund im Wortlaut (S. 217): „Die Tuberkelchen liegen stets hinter den Stacheln, sodass diese mit ihren Spitzen über sie hinwegragen. Es scheinen nun aber besonders die grossen Stacheln von ihnen bevorzugt zu sein, und damit ergibt sich von selbst die Regelmässigkeit ihrer Anordnung.“ — „Unter den Tuberkeln überwiegt nun bei weitem die Zweizahl; meistens liegen zwei solcher runder Erhebungen hinter einem Stachel, von denen allerdings vielfach eine erheblich kleiner ist als die andere. Andererseits gibt es aber auch Einzeltuberkel und Gruppen zu mehreren, drei bis fünf, die im Halbkreis um die Stacheln gelagert sind. Die stärksten Gruppen liegen aber immer hinter starken Stacheln. Mit diesen runden Erhebungen, die ich kurzweg Tuberkel genannt habe, ist der ganze Embryo bedeckt, die Oberseite sowohl wie die Unterseite, aber nicht überall gleichmässig. Auch kommt lange nicht auf jede Stachel- und jede Haargruppe eine Tuberkelgruppe. Sie sind zunächst, ebenso wie die Stacheln beim Durchbruch, an den Seiten des Körpers am schönsten ausgebildet und daher auch am deutlichsten. Nach dem Rücken zu werden sie ebenso schwächer wie nach dem Bauche“. An den Beinen bedecken sie die Vorderseite, sitzen auf dem Kopf und besonders dicht auf dem Schwanz. Die erste Andeutung fand Roemer im Stadium 52 der Semon'schen Tafeln; scharf ausgebildet traf er sie bei Stadium 53.

Im mikroskopischen Bilde zeigte die Epidermis keinerlei Veränderung über den Tuberkeln, weder durch Dicke, noch durch ihre Zelllagen. Die Cutis bildet breite Erhebungen mit zahlreichen, dichtliegenden Zellen. Roemer deutet diese Tuberkel als die primären Cutispapillen von Goette und Feiertag, auf denen später die Haaranlagen in der Epidermis entstehen. Nach ihm sind sie die letzten Reste eines ehemaligen Schuppenkleides, obwohl sie nicht vor der Haar- und Stachelanlage, sondern hinter ihnen liegen, eine Abweichung von dem normalen, z B. auch von Roemer selbst an dem prachtvollen Beispiel von Thryonomys geschilderten Verhalten, welche er durch die Annahme eines indifferenten Bildungsbezirks hinter den grossen Stacheln zu erklären sucht (S. 219). Ich stelle die hypothetischen Sätze Roemers hierher: „Ich glaube . . , diese Lage lässt sich leicht

verstehen, wenn man bedenkt, dass die Stacheln ausserordentlich kräftige Gebilde sind, welche bei ihrer Entwicklung viel Material für sich beanspruchen und bei deren Befestigung die Cutis schon frühzeitig stark beteiligt ist, da sie tief in die Cutis hineinwurzeln. An diesen Stellen traten neue und schwerere Aufgaben an die Cutis heran; sie musste sich ihnen anpassen und ihre ganze Kraft zusammennehmen, um ihnen gewachsen zu sein. Daher mussten alle nebensächlichen Dinge, und das wurden ja die Schuppen und ihre Rudimente mit der weiteren Ausbildung des Haar- und Stachelkleides, der einen grossen Aufgabe geopfert werden. Wir sehen dies auch daraus, dass sich vor einem stärkeren Stachel stets ein grösserer, völlig stachelfreier Bezirk findet. Hier schwanden die Schuppenrudimente gänzlich, während sie hinter den Stacheln in einem für die Cutis weniger arbeitsreichen Bezirk erhalten bleiben konnten. Nur ganz vereinzelt fand ich einige Tuberkel, unter denen ein kleiner Stachel hervortrat; hier ist also der ursprüngliche Zustand noch mehr gewahrt geblieben. Es wird ja hier auch die Cutis nicht so sehr in Anspruch genommen wie bei den grossen Stacheln."

Betrachtet man das Fell einer ausgewachsenen Echidna, so sieht man sehr deutlich zwischen den Haaren und Stacheln kleine, runde, knopfförmige Erhebungen in der Haut. Da es hier nur auf die Vergleichung mit dem menschlichen Organ ankommt, gehe ich weder auf Topographie noch auf die Verschiedenheiten im Verhalten zu den grossen und kleinen Stacheln ein, sondern beschreibe ausschliesslich die Verhältnisse der Stellen, wo diese Gebilde am leichtesten erkannt werden können. Dies ist an den Stellen der Fall, wo Stacheln die Betrachtung nicht stören, am Bauch, an der Mammartasche, am Schwanz und streckenweis an den Extremitäten (Fig. 11). An der Unterseite des Tieres, wo vornehmlich Haarbüschel die Haut durchbohren, sieht man in den Räumen zwischen den steifen Borsten und Haaren die erwähnten Erhebungen wie kleine scharfabgesetzte runde Plateaus. Meistens kann man ihre Lage in der Nähe eines Haarbezirks feststellen; sehr häufig liegt das Knötchen einer Haargruppe ganz dicht an, so wie es oben für die menschliche Haarscheibe als Regel beschrieben worden ist. Viel öfter ist aber ein ziemlich grosser Raum zwischen Knötchen und Haargruppe vorhanden. Dieser Anschluss an das Haarsystem ist indessen nicht ausnahms-

los. Man sieht oft genug derartige Bildungen, die frei, ohne die Nachbarschaft einer Haargruppe liegen, oder die sogar der Haargruppe im stumpfen Winkel anliegen, d. h. nicht hinter, sondern vor der Haargruppe liegen.

Mikroskopisch enthüllt sich dieses Knötchen als eine steile Epidermiserhebung mit beinahe planer Decke (Fig. 10). Die Hornschicht ist derb. Die Zellkerne im Rete Malpighi liegen dichter, namentlich die Zylinderzellenschicht enthält dichtgedrängte, dunklergefärbte, längliche Kerne, während die Umgebung eine spärlichere Zahl hellerer Kerne aufweist. Die Unterfläche der Epidermis ist halbkugelig eingezackt, wie es fast nirgends in der Umgebung vorkommt. In diesem Epidermisbezirk liegt ein Cutisgewebe, das sich scharf sowohl von der tieferen Cutisschicht als auch vom Gewebe des Papillarkörpers der Umgebung unterscheidet. Es nimmt in meinen Präparaten bei der van Gieson'schen Färbung einen zarteren Ton an, während alles übrige Bindegewebe derb gelblichbraun tingiert ist. Es ist dünnfaseriger, in kleineren Biegungen gewellt und scharf sowohl seitlich wie nach unten begrenzt, ein wenig unter dem Niveau der Epidermisunterfläche der Umgebung. Dieser Cutisbezirk hat demnach eine linsenförmige Gestalt mit flacherer Unterfläche, stark konvexer Oberfläche. Seine oberen Teile, die der Epidermis am nächsten liegenden am stärksten, sind namentlich im Zentrum des Knötchens erfüllt von einer grossen Ansammlung von Kernen, welche grösstenteils quergelagert sind, deren Art und Bedeutung aber in meinen Präparaten nicht näher erforscht werden konnte. In diesen Cutisknopf hinein zieht ein Bündel von Gefässen und Nerven und verteilt sich zur Epidermis emporsteigend.

Genau dieselben Verhältnisse trifft man an der embryonalen Echidna, wie ein Vergleich mit der Beschreibung Roemers ergibt. An meinen Präparaten sind die makroskopischen Verhältnisse nicht ganz so in die Augen springend wie in Roemers Fig. 11, wo die „Tuberkel" wie kleine Kugeln in geringer Entfernung hinter den Stacheln abgebildet sind. Dass ich aber dieselben Gebilde meine, ist vor allem aus ihren mikroskopischen Durchschnitten zu erkennen, die den Zeichnungen Roemers (Fig. 12 und 13) vollkommen entsprechen. Nirgends in der Haut finden sich mit diesen Tuberkeln zu verwechselnde Gebilde; sie wurden stets an den der vorherangefertigten Zeichnung ent-

sprechenden Punkten gefunden, deren Lage durch Papier- oder Wachsrekonstruktion zu grösserer Sicherheit nochmals bestätigt wurde. Genauere Beschreibung und Abbildungen spare ich für eine spätere Mitteilung auf, welcher auch alle übrigen theoretischen Erwägungen, welche sich an die Befunde der embryonalen Echidnahaut anschliessen, vorbehalten bleiben. Zur Deutung der Tuberkel sind diese jungen Stadien von der grössten Wichtigkeit. Entsprechend dem niederen Entwicklungsstadium liegen hier die Verhältnisse einfacher und klarer als am ausgewachsenen Tier. In den älteren Stadien 53 und 54 sind die Verhältnisse durch die grossen Abstände, in denen Tuberkel und Stacheln sich voneinander befinden, schwerer zu beurteilen, indessen stellt sich auch hier noch heraus, dass zum Stachel ein Tuberkel desselben Baues gehört, wie er im vorhergehenden geschildert ist. Ich schliesse mich, gestützt auf die einfacheren Verhältnisse des jüngsten Stadiums, der Anschauung Roemers an, dass ein Tuberkel stets zu dem vor ihm gelegenen Stachel gehört, d. h. auf der Seite des spitzen Winkels liegt, den das freie Schaftende des Stachels (verlängert) mit der Hautoberfläche bilden würde.

Die Lage dieser Tuberkel zum Stachel ist also ganz dieselbe wie die Lage der menschlichen Haarscheibe zum Haar. Ganz besonders stimmt aber das histologische Aussehen des Tuberkels in hohem Grade mit dem der menschlichen Haarscheibe überein. Ich glaube keinen zu gewagten Schluss zu ziehen, wenn ich, durch die genauere Untersuchung der verschiedenen Entwicklungsstadien und der erwachsenen Echidna bewogen, behaupte, dass der in Fig. 12 u. 13 Roemers Taf. 1 abgebildete Tuberkel und die Haarscheibe dasselbe Organ seien. Ich werde im folgenden diese Roemer'schen Tuberkel gleichfalls mit dem Namen Haarscheiben bezeichnen.

Sowohl beim Menschen wie bei der Echidna ist der Abstand der Scheiben voneinander ein ziemlich beträchtlicher, entsprechend dem weiten Abstand der Haar- und Stachel-Follikel voneinander. Mit Bezug auf diesen Punkt ist der Befund an der Haut des andern Monotremen, des Ornithorhynchus, von der grössten Wichtigkeit. Von diesem Tier sind an der Schnabelhaut die seltsamsten Nervenendapparate schon seit langer Zeit bekannt (Leydig, Souza, Fontes, Poulton, Wilson und Martin),

sodass auf die übrige Haut grosse Hoffnungen gesetzt werden durften. Wie die folgenden Zeilen lehren, fanden sich die Erwartungen über alle Maßen erfüllt. An dem mir zur Verfügung stehenden Exemplar des Freiburger anatomischen Instituts waren stellenweise, namentlich am Bauch, die Haare oberflächlich abgerieben, sodass die glatte, weisse Haut freilag. An dieser waren in Abständen von einigen Millimetern voneinander wiederum kleine runde, deutlich prominierende Knötchen zu sehen. Eine Beziehung zu den sehr dichtstehenden Haargruppen ergab sich an absichtlich gerupften Hautstücken, deren Behaarung in Stümpfen noch zu sehen war, nicht. Vielmehr lagen die Knötchen in dem dichten Haarkleide des Rumpfs hier und da scheinbar unregelmässig eingesprengt und ihre Anordnung in ungefähr gleichgrossen Abständen hat mich bisher keine sicheren Beziehungen zu besonders gebauten Haarschäften (Mittelhaaren) oder Haargruppen (Haarbüscheln der Nebenhaare) erkennen lassen (Fig. 12).

Fertigt man Durchschnitte durch ein Knötchen der enthaarten Haut an, so erkennt man schon bei der schwächsten Vergrösserung einen scharf begrenzten Cutisbestandteil, der durch distinkte Färbung und durch seine stärkere Hervorragung unverkennbar ist und dann in allen übrigen Hautstücken, auch ohne vorherige Enthaarung, mit Leichtigkeit wiedergefunden werden kann (Fig. 20).

Man sieht auf senkrechten Schnitten durch die Ornithorhynchushaut eine flache breite Epidermiserhebung, unter der durch seine dunklere Färbung differenziert ein Cutisbestandteil mit vielen Zellen, Gefässen und Nerven liegt. Mit Hämatoxylin oder Methylenblau färbte diese Partie sich diffus bläulich, nach van Gieson rosa gegenüber dem bläulich-gelbroten übrigen Korium (cf. die entsprechenden Färbungen der Echidnahaarscheibe). Diese Cutispartie überragt das Niveau der Epidermis der Umgebung und reicht bis scharf an die sie bedeckende eigentümlich modifizierte Epidermis heran. Abwärts erstreckt sich die dunkle Cutis bis tief unter die Talgdrüsenregion hinab. Die ganze Partie hat die Gestalt eines Kegels mit abwärts gerichteter Spitze. Allmählich sich verbreiternd steigt er zur Epidermis empor, wo seine Basis in kugeliger Wölbung von dem Epithel bedeckt wird. Seine Längsachse verläuft fast parallel den Haarachsen.

Er wird meist von einer oder von zwei Haargruppen der Länge nach durchbohrt und rund herum von anderen Haargruppen begrenzt. In ihn hinein ziehen Gefässe und ganz ausserordentlich starke Nervenbündel. Das Gewebe ist im Gegensatz zu dem lockeren Bindegewebe der Umgebung äusserst derb und dichtfaserig, im allgemeinen mit parallel der Hautoberfläche verlaufender Faserrichtung, in die nur wenige Kerne in den tiefen Lagen, eine immer zunehmende Zahl in den oberflächlicheren eingelagert sind. Dicht unter der Epidermis befindet sich, ihren Bogen ausfüllend, eine Ansammlung sehr zahlreicher, meist quer liegender Zellkerne. Die Epidermis ist sehr sonderbar aufgebaut, wie es bei keinem Säugetier bisher angetroffen wurde. Über das soeben geschilderte Cutisgebiet spannt sich ein einfacher Epidermisbogen, dessen unterste Schicht von der Aussengrenze her zum Zentrum aus immer höher werdenden Zylinderzellen besteht. Die Höhe der Epidermis hat dort das 4 bis 5fache der gewöhnlichen Dicke, welche Zunahme fast ganz auf Rechnung der Basalschicht kommt. Die Grenze dieser Zylinderzellenschicht erreicht nicht ganz die Grenze des dunkelgefärbten Cutiskegels, deckt sich vielmehr genau mit einem sekundären Absatz in der ganzen Erhebung, welcher ziemlich das Zentrum der Kegelbasis einnimmt. Wie das ganze Gebilde in der schrägen Richtung des Haarverlaufs orientiert ist, so ist auch der zentrale Höhepunkt des Kegels und der Epithelzellenveränderung ein wenig in diesem Sinne verschoben, hängt gewissermaßen nach der Seite des folgenden Haares über. In der Mitte der Epithelbedeckung stehen die Zylinderzellen ganz regelmässig rechteckig dicht nebeneinander, ihre Kerne sind länglich, alle ungefähr in der gleichen Höhe, sodass die ganze Bildung von vornherein in hohem Grade an die epitheliale Sinnesleiste irgend eines primitiven Sinnesorgans erinnert und ganz besonders an die epidermoidalen Sinnesapparate der Reptilien, welche wir noch kennen lernen werden. An der Unterseite dieser Bildung sind einige wenige Kerne dem Epithel eingelagert. Bedeckt wird sie durch eine mehrschichtige Lage von Zellen mit kleinen runden, oft halbmondförmig gefärbten Kernen, die in die Zellen der umgebenden Epidermis allmählich übergehen. Ein Übergang der Zylinderzellen in die Basalschicht der Umgebung ist nicht mit Sicherheit nachweisbar, die Veränderung beginnt vielmehr plötzlich, wenn

sie auch erst allmählich ihren Höhepunkt erreicht. Das Ganze wird von lockerer Hornschicht überzogen.

Wiederum also haben wir ein Organ in Epidermis und Cutis, welches sich den beiden bisher geschilderten anschliesst; in ihm aber, das durch die starke Innervierung zweifellos in dasselbe Gebiet der Hautsinnesapparate gestellt werden muss wie die Haarscheibe von Mensch und von Echidna, bietet sich ein Moment dar, welches in jenen beiden nur schwach angedeutet war, die spezifische Veränderung einer circumscripten Epithelpartie. Nach unseren gehärteten Präparaten ist es nicht möglich, über deren Bedeutung als nervösen Rezipienten irgend etwas Näheres behaupten zu wollen. Diese Bedeutung werden wir ihm aber zuschreiben müssen, wenn wir im weiteren Verlaufe unserer Untersuchung bei den Reptilien genau dieselben Abstufungen von der epithelialen nervösen Leiste zur einfacher modifizierten Epitheldecke eines Cutistastkörperchens kennen lernen werden.

Eine Beziehung zu den Haaren können wir bei diesen Organen des Ornithorhynchus nicht feststellen. Das weite Auseinanderstehen der Organe spricht allerdings für eine Anlehnung an Organe, die in früheren Entwicklungsstadien weit auseinander angelegt waren und die wir beim Menschen und bei den Echidnajungen in Haaren und Stacheln gefunden haben. Es ist aber auch nicht sicher, ob in embryonalen Stadien des Ornithorhynchus diese Beziehungen entdeckt werden können, da wir im folgenden sehen werden, wie die ganze Entwicklungsreihe eines Säugetiers vergeblich nach diesen Gebilden durchsucht worden ist, welches in erwachsenem Zustande sie besitzt.

Beim Ornithorhynchus bestehen aber noch andere Organe, welche uns in dieser Frage eine gewisse Aufklärung geben können. An den von Natur fast kahlen, gefelderten, sepiabraunen Sohlen und Fussrücken der hinteren Gliedmaßen stehen, dicht nebeneinander, helle, grössere und kleinere runde Flecke, ganz flach erhaben. Sie sind mit blossem Auge leicht erkennbar und infolge ihrer Pigmentlosigkeit im mikroskopischen Schnitt sehr leicht wiederzufinden. Sie liegen oft frei in der Haut, ohne jede Beziehung zu einem Haar, inmitten von ganz haarfreien Strecken. Häufig aber sind topographische Beziehungen zu einem Haar vorhanden, indem dieses pigmentlose Organ

dicht neben einem solchen liegt, und zwar an der Seite des stumpfen Winkels zwischen freiem Haarschaft und Hautoberfläche. Das Lageverhältnis ist demnach gerade umgekehrt wie bei Mensch und Echidna, wo wir die Haarscheibe auf der Seite des spitzen Winkels zwischen Haar oder Stachel und Hautoberfläche fanden. Dass diese Organe in dasselbe Gebiet gehören wie alle bisher geschilderten Haarscheiben, geht aus ihrem Bau hervor (Fig. 19). Die Oberfläche bildet ein flaches Plateau, das Epithel ist zellreicher als in der Umgebung und seine Unterfläche in derselben Weise gegen die umgebende Epidermisbasis erhaben wie wir es von der menschlichen und der Echidnahaarscheibe kennen lernten. Diese Unterfläche ist besetzt mit einer Anzahl von plumpen Epidermiszapfen, ganz ähnlich den ausführlich von der menschlichen Haarscheibe beschriebenen. Der Epidermisbogen bedeckt eine kernreiche Cutispapille, in die eine ganz ausserordentlich grosse Menge von Nervenfasern hineinzieht. Die Nerven kommen von der Gegend der Haarpapille her aus einem gemeinsamen Stamm mit den Nervenbündeln für das anliegende Haar. Indessen trennen sich die Haarnerven von den Haarscheibennerven bereits so weit entfernt von ihrem Endpunkte, dass eine sichere Zusammengehörigkeit beider Organe, wie wir sie mit Hilfe des Nervenverlaufs für die menschliche Haarscheibe konstatieren können, hier nicht besteht. Die Schweissdrüse, welche in die oberste Partie dieses Haares hineinmündet, liegt hinter dem Haar, d. h. an der typ. Stelle, an der nach der Theorie stets die zur Haargruppe gehörige Schweissdrüse mündet (vergl. auch bei Cynocephalus sphinx). Diese Anordnung der Nerven und der Drüse beweist, dass hier die Zusammenlagerung der Haarscheibe mit dem hinter ihr liegenden Haarbezirk eine sekundäre Erwerbung ist, und nicht in demselben Sinne aufzufassen, wie wir bei Mensch und Echidna den Zusammenhang deuten mussten. Nochmals also haben wir ein nervöses Hautorgan, welches in seiner Form vollständig den bisher beschriebenen entspricht, welches in seiner Form sogar dem der Echidna noch näher steht als das zuerst vom Ornithorhynchus beschriebene. Wir dürfen es daher als Zwischenstufe zwischen den Organen am Rumpf der beiden Monotremen ansehen, und somit als ferneren Beweis für deren Zusammengehörigkeit, falls ein solcher noch nötig war.

Soviel ergibt sich aus unseren bisherigen Betrachtungen, dass wir es hier mit einer besonderen Klasse von nervösen Hautapparaten zu tun haben, auf welche bisher die Aufmerksamkeit der Forscher nicht gerichtet war. Die beiden Endstadien Mensch und Monotrem begrenzen für die Ausbreitung dieser Organe in der Säugerreihe eine ganz aussergewöhnlich grosse Spanne, so gross, dass sie ausgedehnter nicht gedacht werden kann, die beiden Extreme des Systems. Der Befund der Haarscheiben bei so weit voneinander entfernten Gattungen würde nun zwar an und für sich bereits ein bedeutendes Interesse wachrufen können. Ganz ausserordentlich muss er aber an Wichtigkeit gewinnen, wenn es gelingt, durch Zwischenstufen Verbindungsbrücken herzustellen. Als Bindeglied fand ich dieselben Organe zuerst in der Haut des Maulwurfs.

III. Nervöse Hautapparate des Maulwurfs.

Von diesem Tier stand mir eine Entwicklungsreihe von sechs Stadien durch die Güte des Herrn Privatdozent Dr. E. Fischer in Freiburg i. B. zur Verfügung. Lebendige ausgewachsene Tiere waren mit Leichtigkeit zu erhalten. An diesen letzteren gelang es mir, ein stark innerviertes Organ ohne grosse Mühe zu finden.

Rupft man den Bauch eines Maulwurfs mit einer Zilienpinzette, was an gehärteten Tieren (Formalin, Müller'scher Flüssigkeit) sehr gut geht, so entdeckt man in regelmässigen Abständen von einigen Millimetern, ganz ähnlich dem Ornithorhynchusbefunde, kleine Knötchen. Auf dem mikroskopischen Durchschnitt findet man dort, zwischen die dichtstehenden Haare eingelagert, eine breite, mit dickem Epithel bedeckte Cutispapille. Diese ist durch das rund herum tief herabreichende Epithel halsartig eingeschnürt und besteht, wie beim Ornithorhynchus, aus derberem, festgewebten, feinfaserigen Bindegewebe, das durch seine stärkere Färbbarkeit und den reichlichen Kerngehalt namentlich seiner oberflächlichen Partien sich von dem umliegenden Bindegewebe unterscheidet. Dieser differenzierte Gewebsbezirk ist kegelförmig mit abwärts gekehrter Spitze. In dieser tritt ein Blutgefäss und ein ausserordentlich dicker Nervenast in den Kegel hinein und begibt sich epithelwärts (Fig. 9). Das Epithel bildet einen ganz flachen Bogen und ist viel dicker als das der Umgebung. Es tritt deutlich durch seine

beetartige Breite zwischen den Haaren hervor, die sonst nur durch ganz winzige Epidermisflächen voneinander getrennt sind. Während das gewöhnliche Epithel dieser Hautregion zwei Zelllagen nicht überschreitet, finden wir in der Epitheldecke des Cutisknopfes bis zu drei Lagen wohlausgebildeter Zellen, überdeckt von einer Keratohyalinzellenlage und einer ziemlich kompakten Hornschicht. Die Unterseite des Epithels ist feingewellt, entsprechend den halbkugelig herabragenden Zellen der basalen Schicht. Eine Anzahl dieser Zellen wird von unten her bedeckt von halbkugeligen, napfförmig anliegenden Zellkernen, die der ein wenig losgelösten Oberfläche der Cutis aufliegen und möglicherweise Tastmenisken vorstellen. Eine genauere Untersuchung gelang bisher nicht, da nur Kernfärbungen und keine spezifischen Nervenfärbungen an dieser Haut glücken. Trotz vielfachen Durchsuchens der vortrefflich gehärteten Embryonen konnte ich in deren Haut bisher ähnliche Bildungen nicht auffinden. Zudem hätten sie für die Lösung der Frage nach dem topographischen Zusammenhang zwischen den nervösen Apparaten und den Haaren nichts beitragen können, weil von der ersten Entwicklung an die Haare bereits so dicht nebeneinander stehen, dass über ein Vor- oder Hintergelagertsein des Nervenapparates ebensowenig ein Urteil würde gefällt werden können, wie am erwachsenen Tier. Auch in dieser Beziehung bestehen also hier ganz ähnliche Verhältnisse wie am Ornithorhynchusfell. An den spärlicher behaarten, deutlich beschuppten Gliedmaßen und am Schwanze konnte ich entsprechende Organe nicht entdecken.

Mit den geschilderten Organen bildet der Maulwurf ein sehr erwünschtes Bindeglied in unserer Betrachtung. Ganz besonders hervorzuheben ist hierbei, dass der Maulwurf gerade dasjenige Tier ist, an welchem schon seit langem besonders gebaute, grösstenteils epitheliale Hautsinnesorgane bekannt sind in Gestalt der sog. Eimer'schen Organe der Nase und in den tastzellenhaltigen Epidermiszapfen der Fusssohle (Merkel), welche uns morphologische Beziehungen zu den Epidermiszapfen der menschlichen Haarscheibe und der Ornithorhynchussohle zu haben scheinen.

Wir besitzen demnach unter den beschriebenen vier Säugerarten zwei, von denen schon früher epitheliale Sinnesorgane bekannt waren, den Maulwurf und das Schnabeltier, dessen

Schnabelorgane, wie erwähnt, von Leydig bereits beschrieben worden sind. Wir werden bei der Betrachtung der Reptilienhaut sehen, dass auch hier ähnliche Organe am Kopf und am Rumpf nebeneinander vorkommen, und zwar am Kopf solche, die mit den Organen an der Nase der Säugetiere (Eimer'sche Organe) verglichen werden können, am Rumpf Tastflecke, welche mit den Körperorganen der Säuger (Haarscheiben) eine nicht geringe Ähnlichkeit besitzen.

IV. Haarscheibe von Cynocephalus sphinx.

Der Versuch, in der Haut der anthropoiden Affen die Haarscheiben nachzuweisen, ist bisher nicht geglückt. Weder bei Schimpanse noch bei Orang-Utan, von welchen beiden vorzüglich erhaltene Exemplare mir im Freiburger anatomischen Institut zur Verfügung gestellt wurden, habe ich sie an den bisher untersuchten Stellen (Arme, Nacken, Brust, Rücken, Gesicht) entdecken können, obwohl das vom Menschen als Sitz der Haarscheibe geschilderte dreiseitige Gebiet zwischen Hautoberfläche, Haarfollikel und M. arrector pili hier ausserordentlich deutlich ausgeprägt ist.

Indessen, wenn auch die nächsten Verwandten des Menschen keine Resultate bisher ergaben, gelang es doch bei einer anderen Affenart Haarscheiben in aller Deutlichkeit und mit typischer Lokalisation aufzufinden.

Ich fand sie bei einem mittelgrossen Männchen von Cynocephalus sphinx (Exemplar aus dem physiologischen Institut der Universität Berlin), dessen Haut ich selbst vor Jahren konserviert hatte.

In der Haut dieses Tieres fand ich die kleinen Knötchen in ziemlich grosser Anzahl in der Umgebung der Brustwarzen. Sie lagen immer hinter den Haargruppen, die hier sehr deutlich und durch ziemlich weite Zwischenräume voneinander getrennt sind. Für einen nahen Verwandten des Sphinx, den Cynocephalus porcarius, gibt de Meijere (am Rücken) Gruppen von drei bis vier, auch fünf Haaren an, und ebenso verhält sich die untersuchte Brusthaut unseres Tieres. Die Haare liegen in ihren Gruppen sehr nahe aneinander gedrängt, besitzen deutliche Muskeln, eine Schweissdrüse und oft eine Haarscheibe. Viele Schweissdrüsen

münden in den haarlosen Zwischenräumen zwischen den Haargruppen frei an die Hautoberfläche.

Um eine bessere Übersicht zu erhalten, rekonstruierte ich eine Haargruppe mit ihren Drüsen, Nerven, Muskeln und der Haarscheibe und halte mich an die Beschreibung dieses Wachsmodells. Fig. 21 stellt einen schematischen Schnitt senkrecht zur Hautoberfläche in der Längsachse dieses ganzen Bezirkes dar.

Die Haargruppe enthält vier Haarfollikel. Diese münden nicht in eine Querreihe, sondern eher in den vier Ecken eines mit einer Ecke der Haarscheibe zugekehrten Quadrats aus. Zwei grosse Follikel (a und b) münden an der Vorder- und der Hinterecke, zwei kleinere (c und d) an der rechten und der linken Ecke an der Hautoberfläche. Alle vier Follikel enthalten Kolbenhaare und zeigen als Beginn der Haarregeneration einen neuen abwärts reichenden Epithelspross (P). Jedes Haar hat seine Talgdrüse und zu jedem Follikel geht ein gesonderter Muskelbauch (in Fig. 21 ist der zu Follikel b gehörende eingezeichnet), der sich am unteren Teil des Follikels, zum Teil unterhalb des deutlich ausgebildeten vielzackigen Haarbeetes ansetzt. Die Muskeln der drei Follikel a, b und c stellen gleichsam einen mehrfach durchlöcherten Vorhang dar, der schräg von den Follikelenden her zur Hautunterfläche ausgespannt ist. Sie grenzen dadurch den Bezirk ab, in welchem Haarscheibe und Nerv liegen.

In den obersten Teil des Follikels a mündet an seiner Hinterwand[1]) die einzige Schweissdrüse ein, welche in direkter Beziehung zur Haargruppe und in der charakteristischen Lagerung hinter ihr sich befindet. Ihr Ausführungsgang tritt in dem Zwischenraum zwischen den M. arrectores von a und b hindurch. Durch denselben Spalt tritt der Nerv, welcher die Haarscheibe versorgt. Zwischen den Haargruppen münden isolierte Schweissdrüsen aus, in derselben Weise, wie es de Meijere von Cynocephalus hamadryas schildert und abbildet. Der geschilderte ziemlich grosse Raum zwischen Follikelausmündung a nebst Schweissdrüse und Ansatz des Musculus-arrector-Vorhanges wird fast vollständig erfüllt von einer längsovalen, durch ihre glatte Oberfläche scharf von der durch Härtung sehr stark gefalteten Umgebung abgesetzten Epidermispartie. Dieses Gebiet entspricht in seinem Bau

[1]) Bezüglich der Bezeichnungen vorn, hinten, rechts und links, siehe die Betrachtungen des Abschnittes VI.

bis ins einzelne genau der menschlichen Haarscheibe. Seine Oberfläche ist glatt, stellt auf dem Durchschnitt einen flachen, aus vielschichtigem Epithel bestehenden Bogen dar mit deutlicher Abgrenzung nach den Seiten; die Hornschicht ist ganz flach gewellt, darunter folgt eine einzellige Keratohyalinschicht, darunter 1 bis 2 Lagen von Zellen mit runden, weitauseinanderstehenden Kernen, und unter diesen eine Anzahl von Zelllagen mit immer elliptischer werdenden Kernen. Die unterste Epithellage besteht am Rande und in den indifferenten Partien aus hohem Zylinderepithel, wie ich es bei den Haarscheiben der Menschen geschildert habe. Von diesem Zylinderepithel umkreist liegen an der Cutisgrenze kleine Epithelzapfen, genau entsprechend dem Verhalten beim Menschen (vergl. Fig. 8, und Fig. 3 meiner ersten Mitteilung). In der obersten Lage der Cutis liegen viele halbmondförmige Kerne mit hellem Hof, wie wir sie von den anderen Tieren kennen. Das Bindegewebe, welches die Haarscheibe erfüllt, ist locker und feinfaserig, in seiner Färbung (van Gieson) dem in den Papillen gleich, und wird umlagert von dem gewöhnlichen grobfaserigen Bindegewebe der Cutis: Verhältnisse, wie wir sie von der Beschreibung der menschlichen Haarscheibe her bereits kennen.

Dass unter den mancherlei Tierarten, bei welchen ich nach den Haarscheiben forschte, gerade bei Ornithorhynchus und Echidna das Suchen von Erfolg war. gibt gewiss einen Hinweis auf das hohe Alter dieser Gebilde. Denn wenn auch viele Eigentümlichkeiten der Monotremen, und zwar ganz besonders in ihrer Haut (Maurer, Roemer) als Rückbildungen und sekundäre Anpassungen gedeutet werden müssen und Sicherheit über ihre paläontologische Vorgeschichte nicht besteht, so erscheint doch die Behauptung nicht zu gewagt, dass es sich im ganzen bei ihnen um eine der primitivsten Säugetierformen handelt; die niedere Stellung der Insektivoren, zu denen Talpa gehört, sowie das hohe Alter des Primatenstammes ist nach ihrem Bau und ihrem frühen paläontologischen Vorkommen allgemein anerkannt.

Diejenigen Tierarten, welche ich erfolglos untersucht habe oder bei denen ich eine sichere Entscheidung trotz ähnlicher Befunde bisher nicht treffen konnte, zähle ich nicht auf; ich gebe mich der Hoffnung hin, dass auch bei einer Reihe von ihnen

noch positive Ergebnisse werden erhalten werden[1]). Es genügt aber für unsere ferneren Ausführungen und Vergleiche, festgestellt zu haben, dass nicht als zufälligen Befund Mensch und Kloakentier ein bisher unbeachtetes Hautsinnesorgan gemeinsam besitzen, sondern dass auch sonst in der Säugetierreihe, und namentlich auch bei anderen Primaten, diese Art von Organen vorkommt. Es handelt sich also um ein Gebilde, welches in die Reihe der anerkannten Hautsinnesapparate hineingezählt werden muss. Während nun bei den meisten circumscripten sensiblen Organen der Säugetierhaut (Meissner'sche etc. Tastkörperchen, oder besser mit Merkel Kolbenkörperchen) die spezifischen Sinneszellen in der Cutis liegen, ohne dass das Epithel an dem Sinnesapparat beteiligt ist, haben wir es hier mit einer Anordnung zu tun, welche eine sichere Anteilnahme des Epithels an dem eigentlichen Sinnesapparat erkennen lässt. Sei es auch, dass vielfach die Sinneszellen (Tastzellen oder Tastmenisken) in der Cutis liegen, so ist doch durch die ganze Konfiguration des Epithels erkenntlich, dass dieses einen wichtigen Bestandteil des Organes darstellt. Nach den hier mitgeteilten Untersuchungsergebnissen lässt sich genaueres über die Bedeutung der geschilderten Epithelbildungen nicht aussagen. Weitere Forschungen werden das noch fehlende ergänzen müssen.

Alles in allem haben wir einen circumscripten, durch grobe äussere Merkmale leicht erkennbaren Bezirk vor uns, der ausserordentlich viele Nerven und als Endapparate anzusprechende Bildungen enthält (sinnesepithelartige Epidermis, Tastmenisken). Beim Menschen, dessen Organe an frischexzidierter Haut am genauesten studiert werden konnten, sind die Tastzellen in unvergleichlich grösserer Zahl im Bogen der Haarscheibe vereinigt, als sie sonst an der Haut vorkommen (Merkel, Leontowitsch), wenn sie auch nicht so kompakte Ballen darstellen, wie wir es von den Reptilien noch kennen lernen werden.

In diesen Feststellungen liegen die Vergleichsmomente, deren wir für die weitere morphologische Aufklärung bedürfen.

Steht ein Teil der Tiere, denen wir unsere bisherigen Befunde verdanken, an besonders tiefen Stellen des Säugetierstammbaums, so liegt es nahe, den Blick in der Vorgeschichte

---

[1]) Inzwischen habe ich bei Nagetieren (Mus, Sciurus) Haarscheiben von äusserst deutlicher einfacher Form aufgefunden.

noch weiter hinab, über die Säugetiere hinaus, zu werfen, und die Verhältnisse in der Haut der Reptilien zu betrachten. Dass diese mit den Säugetieren denselben paläontologischen Ursprung besitzen, ist zweifellos, sei es nun, dass die nächsten Ahnen der Säugetiere in einer Reptilgruppe zu suchen seien, oder dass sie, nach der Anschauung Maurers erst in den amphibienartigen Stegocephalen ihren gemeinsamen Stamm haben.

Bei der Betrachtung der Reptilienhaut erhalten wir sofort eine Fülle von Vergleichsobjekten. Es ergibt sich eine ganze, lückenlose Reihe von Hautsinnesorganen (Gegenbaur), die von der streng epithelial gebauten Sinnesleiste (Hatteria) über ein dem Eimer'schen Organ ähnliches Gebilde (Anguis, Scincidae, Schlangen) bis zu den gewöhnlichen Hautsinnesorganen des Reptils, den in der Cutis gelegenen Tastflecken führt (Schlangen, Krokodile).

Der Sprung von der Haarscheibe des Menschen bis zum Tastfleck des Reptils ist nicht mehr so gewaltig, wie er nach den Andeutungen meiner bisherigen Mitteilungen erschien. Es handelt sich bei den folgenden vergleichenden Betrachtungen um eine, durch eine ganze Anzahl von Tierarten hindurch wiedergefundene Bildung von ganz besonderer Beziehung zum Haarsystem und, wie wir noch sehen werden, zu den Schuppenbildungen.

Ich hoffe, dass es in den folgenden Ausführungen gelungen ist, es wahrscheinlich zu machen, dass die im Bau so ähnlichen Tastflecke des Reptils und Haarscheiben der Säuger homologe Bildungen sind.

V. Nervöse Hautapparate der Reptilien.

a. Hatteria.

Da wir von stammesgeschichtlichen Rücksichten geleitet die Reptilienhaut betrachten, ist es nicht verwunderlich, dass wir zunächst auf die Haut der Hatteria eingehen, welche von allen Formen die deutlichsten Körpermerkmale vorweltlicher Saurier bewahrt zu haben scheint. Durch Maurer, Oppenheimer und Osawa sind die den Schuppen dieses Tieres eigentümlichen Epithelialbildungen genau beschrieben worden. Bei der vortrefflichen Bearbeitung, die dieses Organ namentlich durch

Osawa erfahren hat, werde ich bei der histologischen Beschreibung nur ganz kurz verweilen. Mir standen die Teile eines Exemplars des anatomischen Instituts in Freiburg durch die Güte des Herrn Geh. Hofrat Wiedersheim zur Verfügung. Es wurden Organe des Schwanzes und des Oberschenkels untersucht. Es handelt sich bei diesem Tier um ein Organ, das einen ausserordentlich deutlichen epithelialen Anteil besitzt, der an Circumscriptheit und Übersichtlichkeit den Nervenendapparaten am Nervis lateralis der Fische und Amphibien gleichkommt, an Einfachheit sie vielleicht noch übertrifft. Die Epithelplatte des Organs besteht aus einer ganz scharf umgrenzten, einfachen bis höchstens an einzelnen Stellen doppelten Lage hoher und breiter, grosskerniger und hellgefärbter Epithelzellen. Diese bilden eine scharflinig gegen die Cutis abgesetzte flache, teils plane, teils leicht nach oben oder nach unten gebogene Decke. Die Epithelzellen der Umgebung unterscheiden sich durch dunklere Färbung, Kleinheit, mehrschichtige Anordnung. Sie ziehen von allen Seiten über die Sinnesepithelschicht im Bogen hinauf und flachen sich über ihr ausserordentlich ab. Das Ganze wird von einer Hornschichte bedeckt, die gleichmässiger gefügt, vielleicht an einzelnen Stellen auch dünner ist als in der Umgebung (Fig. 8 der zweiten Mitteilung). Zwischen der epithelialen Sinnesleiste und den sie bedeckenden abgeplatteten Epithelzellen der Umgebung ist in meinen Präparaten ein schmaler leerer Raum, der wohl durch die Präparationsmanipulationen erzeugt ist und mit den Spalten verglichen werden muss, welche wir bei Brachymeles gefunden haben.

Unter dieser Epitheldecke liegt das von Maurer als Nervenpolster bezeichnete, linsenförmige, lockermaschige Bindegewebe, welches nach aussen von Pigment und derber Cutis umschlossen wird. Es ist denselben Bildungen des Krokodils zu vergleichen, in denen wir deren Tastkörperchen eingelagert finden werden (Fig. 22). Auf den Abbildungen Osawas und Oppenheimers ist dieses Bindegewebspolster gut zu erkennen. Bis in dieses lockere Gewebe hinein zieht eine weite Strecke hin flach, parallel der Oberfläche verlaufend, ein Nervenbündel, dessen Lage auf dem abgebildeten Modell (Fig. 25) erkenntlich ist. Man sieht hier sehr deutlich die Lage des Organs in der Mittellinie der Schuppe, nahe ihrem hinteren Rande. Jedes der

platten, nach alter Unterscheidung (Meisner) mehr Schilder als Schuppen darstellenden Hautfelder an der zur Rekonstruktion gewählten Stelle der Oberschenkelhaut trägt ein solches Organ.

b. Krokodil.

In der äusseren Form sehr ähnlich, in der Zusammensetzung der Teile aber das entgegengesetzte Ende der Vergleichungsreihe sind die Hauptapparate der Krokodile. Ihre allgemeine Gestalt ist am übersichtlichsten in Oppenheimers Arbeit geschildert und abgebildet. Ihre Tastkörperchen und Nervenendigungen beschreibt u. a. Maurer, auf dessen Worte ich vor allem eingehe, weil er eine sehr genaue Darstellung dieser Hautapparate darbietet, und ferner, weil im Verlaufe dieser Arbeit die von ihm gezogenen Schlüsse zu weiterer Besprechung kommen werden. Die Tatsachen sind zum Teil von einer grossen Reihe älterer Autoren schon vor Jahrzehnten in vollkommener Klarheit dargelegt worden, so dass ich nur die klassischen Werke von Leydig und Merkel zu erwähnen brauche.

Maurer schildert das Hautnervenendorgan eines jungen Krokodils als eine deutlich auf der Schuppe sichtbare, farblose, weiche, kreisrunde, seichte Grube, in deren Mitte sich ein kleiner, flacher Hügel befindet (S. 228). Mikroskopisch ist dieses Gebilde durch Anordnung und Form der Epithelzellen sowie durch die am Rande scharf abgesetzte Hornschicht gut definiert. Unter dem differenzierten Epithel liegt reichliches lockeres Bindegewebe, in Gestalt einer breiten Papille, umgeben von der scheinbar in die Tiefe gedrängten straffen Lederhaut, „sodass dieselbe auf dem Schnitte einen flachen, nach der Tiefe konvexen Bogen beschreibt. Das Gewebe dieser subepidermoidalen Bindegewebsverdickung ist gallertig, arm an Fasern und Zellen. In der Mitte der Papille, nahe der Epidermis, sind ihm eine grössere Anzahl von Zellensäulen, Tastkörperchen eingelagert. Zu diesen Gebilden verlaufen markhaltige Nervenfasern empor, welche die Lederhaut senkrecht durchsetzen und divergierend zu den genannten Zellenballen treten.“ (S. 230).

Bei einem grösseren Alligator fand ich die Organe an den Hautschildern des Unterkiefers dieser Beschreibung sehr ähnlich, aber so einfach, wie es die Abbildungen Oppenheimers darstellen.

Das Epithel ist um einige Lagen verdickt, erhebt sich in flachem Bogen, scharf durch eine Falte von der Umgebung abgesetzt über das Niveau des Hautschildes. Es färbt sich in der Hornschicht und den oberen Lagen des Rete etwas dunkler, während die basalen Lagen hell bleiben. Die Zellen der tiefsten Schicht sind etwas niederer als in der Umgebung. Ihnen fehlen im Gebiet des Tastflecks die basalen Ausläufer oder sind wenigstens sehr kurz gegenüber den langen, reichlich gefransten Basen der übrigen Zylinderzellenschicht. Unter dem Epithel liegt, ähnlich dem Bindegewebspolster von Hatteria, ein linsenförmiger Cutisbezirk. Dieser ist vom umgebenden Korium scharf unterschieden. Seine Fasern sind feiner, röter gefärbt bei Anwendung von Pikrinsäure-Eosin, als die dicken gelbroten Stränge des übrigen Koriums. Das hellere, in langen Fäden angeordnete Pigment, welches vielfach die obersten Cutisschichten einnimmt und das Epithel umsäumt, fehlt hier, indem es rund herum um das Bindegewebspolster in die Tiefe geht und es von allen Seiten und zum Teil auch von unten her umgibt. Die grossen dunklen Chromatophoren machen indes lange nicht so streng Halt vor diesem Gebilde, sind in ihm sogar häufig in grosser Zahl enthalten. Innerhalb der Pigmentschale wird das Bindegewebspolster noch von einem breiten Flechtwerk dichtgewebter elastischer Fasern umgeben, welche nur den eintretenden Nerven und Gefässen Raum lassen. Daher traten besonders an orceingefärbten Präparaten sowohl die Tastkörperchen als auch die Durchtrittsstellen der Nerven als helle Partien schon bei schwacher Vergrösserung gegenüber der dunklen Umgebung hervor. Zwischen diesen Hüllen und dem in der beschriebenen Weise veränderten Epitheldache liegt die helle feinfaserige Partie, die in zwei Teile, einen oberen kleineren linsenförmigen und einen unteren, diesen schalenförmig umgebenden zerfällt (Fig. 22).

Der schalenförmige untere Teil besteht aus hellem, lockeren Gewebe mit ovalen Zellkernen und spärlichen elastischen Fasern. Diese Schale verdichtet sich an der Grenze der oberen Abteilung: hier liegen in einer Reihe Zellen mit dunkelgefärbten Kernen und eine Schichte elastischer Fasern. Das linsenförmige obere Gebiet ist das eigentliche Nervenendorgan. Es wird durch senkrecht aufsteigende Septa mit elastischen Fasern in dicht nebeneinander liegende, durch rund herumlaufende Fasern zu einem

Ganzen engverbundene Abschnitte geteilt Diese Abschnitte bestehen aus querliegenden Kernen, die zwischen breiten Protoplasmazügen eingelagert sind; sie sind bei Markscheidenfärbungen (Weigert-Kultschitzki) als dicke dunkle Zellen mit hellem Kern erkenntlich, und auf sie hin und zwischen sie strahlen die ausserordentlich dicken Nervenbündel, aus der Tiefe steil emporsteigend, aus. Es ergibt sich dadurch ein Bild, wie es Merkel Tafel IX 6 vom Frosch beschrieben hat. Das Tastkörperchen reicht bis nahe an die Epidermis heran und ist von ihr nur durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt, die reichlich elastische Fasern führt. Es passt aber genau in die veränderte Epithelpartie der Schuppe hinein.

Die Ähnlichkeit der Organe dieser beiden Reptilienarten mit denen der Säugetiere geht aus der Beschreibung hervor. Die Übereinstimmung geht in das einzelste Detail. Die Hornschicht ist bei beiden Tierklassen derb und wie zusammengepresst. Das Rete ist verdickt, zeigt eine veränderte Basalschicht, die entweder in der Form eines Sinnesepithels verändert ist (Ornithorhynchusnagetiere — Hatteria) oder eine vornehmlich in der Cutis gelegenen Nervenendigung bedeckt (Mensch, Affe, Echidna, Talpa — Krokodil). In jedem Fall, sowohl bei Säuger wie bei Reptil, ist die Veränderung des Epithels scharf bergrenzt in der Form einer flachen Schale, unter welcher ein genau bedecktes Polster von eigentümlich modifiziertem Bindegewebe liegt. Dieses enthält die Nervenstämme und die Gefässversorgung, und da, wo nicht das Epithel den nervösen Perceptionsapparat bildet, auch die Nervenendorgane (Tastmenisken in diffuserer Anordnung [Mensch], Tastkörperchen in grossem Ballen vereint [Krokodil]). Das Organ ist fast überall frei von Pigment, das, einen scharfen Kontrast erzeugend, scharf an der Grenze aufhört (Mensch, Ornithorhynchus, Reptilien). Die Position ist stets eine topographisch definierbare, wo das Haarkleid nicht störend wirkt: hinter dem Haar: Mensch, Affe, Echidna (vor dem Haar Ornithorhynchus?), am Hinterende der Schuppe: Hatteria und Krokodil (cf. die Abbildungen bei Oppenheimer).

Berücksichtigt man all diese Vergleichspunkte, so könnte es scheinen, als wäre die Differenz zwischen den Säugetierhaarscheiben und den Organen der Reptilien fast kleiner als die der

beiden beschriebenen Reptilarten untereinander. Denn die Hatteria besitzt eine rein epitheliale Sinnesleiste, während die Krokodile ihre Tastflecke in die Cutis versenkt haben. Es fehlt nicht an Beweisgründen, welche dartun sollen, dass die Zellen dieser in der Cutis gelegenen Tastkörperchen epithelialen Ursprungs sind. Mit dieser Annahme würden dann die letzten Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen der hier besprochenen nervösen Apparate fortfallen, denn es muss in diesem Falle im Prinzip gleichgiltig sein, ob die Nervenendapparate in einer Reihe von Epithelzellen (Hatteria, Ornithorhynchus), oder einer diffusen Anordnung von Tastmenisken, die den Epithelzellen angelagert sind (Säugetiere), oder einem kompakten, aus Tastmenisken zusammengesetzten Tastkörperchen (Krokodil) bestehen. Die Grundform dieser Organe würde dann vielmehr ein Schema bilden, welches besteht aus scharfumgrenzter, eigenartig modifizierter Epitheldecke und dazu gehörigem Bindegewebspolster, in welche beiden (als Grundlage dienenden) Bestandteile die zuleitenden Nerven und ihre Endkörper an irgend einer, bei den verschiedenen Tierarten verschiedenen Stelle eingelagert sein können. Es wäre also nur für die Lage des Perceptionsapparates ein Spielraum gelassen, während alle anderen Bestandteile identisch gebaut und gelagert wären.

Maurer bietet uns für die Lageverschiebung des nervösen Endapparates eine ganze Entwicklungsreihe in seiner Beschreibung von Anguis fragilis. Der von ihm geschilderte ontogenetische Übergang findet eine Parallele in den ausgebildeten Stadien der verschiedenen Reptilienarten, deren beide Endpunkte wir bei Hatteria einerseits, Krokodilen andererseits bereits kennen lernten. Ähnliche Differenzen fand ich in der Haut einander noch näher verwandter Tiere, in der Ordnung der Schlangen, deren Organe uns seit Leydig genauer bekannt sind. Es könnte überflüssig erscheinen, in meine Beweisführung noch einige Beispiele einzufügen, welche die bisher geschilderten Grundformen nur wiederholen, und neues zu ihrer Kenntnis nicht beitragen, doch halte ich eine wenigstens kurze Aufzählung für nötig, um einmal die Leichtigkeit zu zeigen, Vergleichsmaterial herbeizuschaffen, andererseits den Zusammenhang all der verschiedenen Formen untereinander zu zeigen und die Zwischenstufen möglichst klein zu gestalten.

c. Andere Reptilien.

(Serpentes, Brachymeles).

Ein ganz ähnliches Cutisorgan wie beim Krokodil befindet sich z. B. auf den Rückenschuppen der Kreuzotter (Pelias berus). Nur ist sein Bau bedeutend komprimierter, entsprechend dem geringen Raum, den das stark verdünnte freie Ende der Schlangenschuppe gegenüber dem breitanhaftenden Hautschilde des Krokodils darbietet. Nicht weit entfernt vom Hinterrande der Schuppe liegt unter dem Epithel ein halblinsenförmiges Gebilde. Das schwarze Pigment, welches in seiner Umgebung als dicke dunkle Lage bis dicht an die Epidermisunterfläche heranreicht, ist an dieser Stelle entsprechend flach ausgehöhlt und ausserdem mit Lücken für durchtretende Blutgefässe durchsetzt. Auch das helle Pigment macht, wie beim Krokodil, an der Grenze des Tastflecks halt. Nerven konnte ich ohne weitere Maßnahmen in meinen Präparaten nicht nachweisen, doch ist ja die Innervation dieser Bildungen bekannt. Das Tastkörperchen besteht aus flachen Zellen mit abwärtskonvexen, flachschüsselförmigen, dunkelfärbbaren Kernen. Das deckende Epithel ist dicker, seine Kerne liegen dichter gedrängt und sind zum Teil runder als die der Umgebung, da die Zellvermehrung die unteren succulenten Partien betrifft (Fig. 23). Nicht immer sind die Tastflecke der Kreuzotter so gross und leicht erkenntlich, wie unsere Beschreibung es angibt. Oft sind sie auf wenige Tastzellen reduziert und dann schwer auffindbar.

In der Rückenhaut einer anderen Schlangenart finde ich die Tastflecke inmitten des Epithels gelagert. Auch hier hört die dicke kompakte subepidermoidale Pigmentschicht dicht neben dem Organ auf. Nur einige Ausläufer verzweigter Pigmentzellen überziehen die Unterseite des Epithels. Das Epithel ist stark verdickt, kernreicher und enthält, durch eine Spalte geschieden, einen Zellknopf mit vielen länglichen, zum Teil schüsselförmigen Zellen (Fig. 24). Auf allen untersuchten Schuppen fand ich wenigstens ein solches Gebilde, wohl an Grösse verschieden, aber in der Bauart stets gleich. Ob es sich um ein epitheliales Gebilde, welches von der umgebenden Epidermis ringsum eingeschlossen ist, handelt oder um einen durch eine seitliche Öffnung schräg in eine Epithelaushöhlung hineinragenden Cutisknopf, wage ich nach meinen Präparaten nicht zu entscheiden. Jeden-

falls handelt es sich um ein der Epidermis im Bau ähnliches und in sie hineingelagertes Organ.

An anderen Organen desselben Tieres lässt sich aber mit Sicherheit die epitheliale Natur der Tastflecke nachweisen, nämlich an den Lippen, die auch sonst, wie wir sehen werden, der Sitz epithelialer Nervenendapparate sind. Sie sind identisch mit den von Leydig (Fig. 23) von Coronella laevis abgebildeten Organen und erinnern sehr an die Beschreibung der Tastflecke von Anguis fragilis (Merkel). Sie bestehen (Oberlippe) aus einem senkrechten hohen Epithelzylinder, der in eine runde Öffnung des Epithels hineinpasst. Färbung von Protoplasma und Kernen sowie die Kernform gleichen denen der umgebenden Epidermis. Im Bau gleichen diese zylindrischen Epithelorgane vollkommen denjenigen einer von mir untersuchten Scincus-Art (Brachymeles), deren Abbildung Fig. 27 darstellt (Längsschnitt eines Organs von der Spitze des Unterkiefers).

Die Organe dieses Tieres sind in grosser Zahl auf den Lippenschildern verbreitet. Sie stecken in Löchern, der Epidermis genau eingefügt. Die Epidermis reicht bis dicht an das Organ heran und besteht aus den gewöhnlichen drei Schichten der Reptilienhaut, der untersten Stachelschicht, der intermediären Schicht wabiger Zellen und dem Komplex der Hornschicht mit ihren mehrfachen, beim Häutungsprozess wichtigen Lamellen, welche u. a. von Maurer genau abgehandelt sind. Um die Stelle, wo das epitheliale Organ sitzt, fehlt die intermediäre Schicht, und die weichen Zellen der Stachelschicht haben sich als Umsäumung des Loches langgestreckt hoch emporgezogen, sodass sie bis an die Hornschicht heranreichen. Nach aussen wird das Loch von dünnen Hornlamellen überwölbt. In diese Aussparung der Epidermis passt exakt eine Zellsäule von unten hinein; ein sie umgebender schmaler Spalt ist wohl durch die technische Vorbehandlung erweitert. Sie beginnt unten genau im Niveau der Epidermisunterfläche. Ihre Basis unterscheidet sich durch gerade, scharflinige Begrenzung von der Umgebung, welche senkrecht stehende Zylinderzellen mit deutlichen fadenförmigen Ausläufern nach der Cutis zu zeigt. Die Kerne der Zellsäule liegen schräg bis quer übereinander in einem homogenen, nicht sichtbar durch Zellgrenzen geteilten Protoplasma, durch diese Anordnung an die Lagerung der zentralen

Zellsäule des Eimer'schen Organs erinnernd. Nach oben verbreitert sich das Organ ein wenig und endet mit flacher Aushöhlung an einer feinen quergespannten Hornlamelle. Ausser dieser Hornlage zieht nur noch die äusserste Hornschicht über das Organ fort; sie ist ein wenig im Bogen erhaben, ist kompakter gebaut, dafür aber dünner als in der Umgebung. Zwischen ihr und der feinen, das Organ bedeckenden Hornlage besteht ein leerer Raum, dessen ursprüngliche Gestalt (und Inhalt?) an meinem alten Spirituspräparat nicht mehr zu bestimmen ist.

An die Basis dieses Organs zieht ein Bindegewebsstrang mit Blutgefässen und Nerven heran. Unter diesen Organen enthält die Cutis eine Anzahl von Tastmenisken ähnlichen Zellen, wie wir sie unter dem Haarscheibenepithel der Säugetiere (Talpa, Mensch) und bei den übrigen Reptilien fanden. Sie liegen dicht unter dem Organ als ein Häufchen flachschüsselförmiger dunkelgefärbter Kerne und scheinen mit der in das Epithel eingelassenen Zellsäule ein zusammengehörendes Ganzes zu bilden. Zwischen, unter und neben ihnen liegen Querschnitte von Hohlräumen, die wohl dem Gefässsystem angehören, da sie durch zarte Membran und ihr eingelagerte Kerne den Bau von kapillaren Gefässen besitzen.

Diese Beschreibung deckt sich im ganzen mit derjenigen, welche Merkel (s. 112 fg., Taf. IX, 9) von den Tastflecken der Anguis fragilis gibt und unterscheidet sich nur von ihr durch die schärfere Herausschälung des Epithelzylinders, der gegenüber die Umschriebenheit des in der Cutis liegenden Tastkörperchens in den Hintergrund tritt.

Wiederum haben wir also in kurzem Überblick eine Reihe von Gebilden der Reptilienhaut gesehen, die in das Gebiet der von uns betrachteten nervösen Organe gehören. Die Tastflecke der Schlangen, teils im Korium, teils im Epithel gelagert, gehören zu den Körperorganen, die wir beim Krokodil und bei Hatteria mit den Säugetierorganen identifizierten. Die Lippenorgane erinnern nach Sitz und Bau an die Eimer'schen Organe der Säugetiere (Talpa und Verwandte, Ornithorhynchus).

VI. Vergleichend anatomische Betrachtungen.

Trotz aller Ähnlichkeit, und trotz der grossen Anzahl von Belegen, die im vorberichteten beigebracht worden sind, erscheint

die Vergleichung und Identifizierung von Bildungen über die Grenze einer Tierklasse hinaus als ein gewagtes Unternehmen.

Maurer gibt daher in seinem letzten Werke dem Erstaunen Ausdruck, dass ich neben die Haarscheibe des Menschen (in meiner zweiten Abhandlung) sofort die von Krokodil und Hatteria zu stellen mich getraue (ursus, S. 537). Nachdem ich nun Maurers Rat zu weiteren Untersuchungen mit dem Ergebnis befolgt habe, welches die vorhergehenden Blätter darbieten, nachdem also für unsere theoretischen Betrachtungen ein recht ausgiebiges Material zusammengebracht worden ist, will ich doch immer noch ohne Bedenken zugeben, dass der Zweifel, ob diese Organe ohne weiteres nur ihres ähnlichen Baues wegen identifiziert werden dürfen, auch jetzt noch vollberechtigt ist.

Indessen ist es leicht, Analoga für das gemeinsame Vorkommen derselben Art von Nervenendapparaten über mehrere Klassen der Wirbeltiere hin vorzubringen. Ganz abgesehen von dem gleichen Bau der höheren Sinnesorgane (Auge, Ohr) durch die ganze Wirbeltierreihe hin, kommen andere, identifizierbare Nervenendapparate sowohl bei Fischen wie bei Amphibien, Reptilien und Warmblütern vor, überschreiten also die Grenzen der Tierklassen.

Vater-Pazini'sche Körperchen sind sowohl bei Vögeln als auch bei Säugetieren gefunden worden; Endkolben (terminale Endkolben mit bindegewebiger Hülle, Schwalbe) kommen in verschiedener Gestalt vor bei Reptil, Vogel und Säugetier (Merkel); an den Schleimhäuten des Mundes haben wir aber noch viel weiter ausgebreitete Beziehungen, indem die Endorgane der sensiblen Mundschleimhautnerven, vor allem des Glossopharyngeus und Facialis, durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch, bei Fisch, Amphibium, Reptil und Säugetier, sich in fast unveränderter Form wiederfinden.

Da also auch andere Nervenendapparate die Trennung der Tierklassen überdauern, ist die Möglichkeit, für unsere Organe ein so weit ausgebreitetes Vorkommen anzunehmen, im Prinzip gestattet.

Wichtig ist es, dass von Schwalbe (S. 29) gerade die systematische Stellung unserer Reptilientastflecke in der Reihe der Terminalkörper als zweifelhaft bezeichnet wird. Durch den Fund der Haarscheiben in der Säugetierhaut wird ihnen nunmehr

ein selbständiger Platz neben den übrigen Formen anzuweisen sein, wenn auch die Anordnung der Tastzellen in den Haarscheiben der Säuger an Schärfe der Begrenzung nicht mit den Cutistastflecken der Reptilien konkurrieren kann.

Ein anderer Gedankengang, durch den unsere Befunde bei Säugern und Reptilien miteinander verknüpft werden könnten, ist der Nachweis der phyletischen Entstehung von den niedersten Tierklassen her. Diese Entwicklung ist von Maurer bis zum Reptil verfolgt worden mit einem Ergebnis, welches mit unseren Annahmen sich in schönster Weise vereinigen lässt. Maurer sucht zu beweisen, dass das Perlorgan der Fische, welches nach ihm an der Stelle ausgestossener Endorgane vom Typus der Nervenendhügel (Leydigs becherförmige Organe, epitheliale Endapparate des Nervus lateralis) entsteht, ein Vorläufer der Tastflecke der Amphibien und Reptilien sei. Im abgekürzten ontogenetischen Entwicklungsgang fehlt freilich dem Reptil das Vorstadium einer wirklichen Sinnesknospe, doch ist beim Fisch und Amphibium die Entstehung der beiden Organe nacheinander an derselben Stelle in ihrem ontogenetischen Entwicklungsgange verfolgbar. Die Beweisgründe Maurers sind bezüglich der Ableitung der Perlorgane der Fische für unsere weiteren Ausführungen sehr annehmbar. Sie bestehen in Befunden, welche in der Entwicklung einer einzelnen Tierspezies erhoben sind, lassen also im engsten Gebiet alle Übergänge nebeneinanderstellen. Auch bei der Ableitung des Reptilienorgans aus demjenigen der Fische bietet uns Maurer durch eine Reihe paralleler Entwicklungsvorgänge bei Amphibien (Cryptobranchus) und Reptilien (Anguis) die erforderlichen, einander angenäherten Zwischenstufen. Wir haben also durch Maurers Befunde vom Reptil abwärts in der Tierreihe eine ausreichende Stufenleiter für die phylogenetische Ableitung dieser Organe.

Wird nun auch die Beziehung der Tastflecke auf die Haarscheiben der Säugetiere durch die grosse Ähnlichkeit des Baues nahegelegt, so macht doch wiederum die grosse Kluft zwischen den Tierklassen in der Annahme eines genetischen Zusammenhanges ängstlich. Das Wissen über diese Säugetierorgane ist noch sehr gering, nur so gross, wie es in der vorliegenden Arbeit angeführt ist. Wie es aber gestattet ist, die Geschmacksknospen aller Wirbeltiere wegen ihres gleichen Baus und der

gleichen Innervation zu homologisieren, so wird es auch gestattet sein müssen, aus den gleichen Gründen diese Hautsinnesorgane in Zusammenhang zu bringen. Ihre weite Verbreitung, ihr hohes Alter und ihr primitiver Bau sind weitere Gründe. Sie treten als Sinnesapparate offenbar auf bereits im allerersten Beginn des Landlebens. Die Batrachier, welche vom wasser- zum landlebenden Tier übergehen, besitzen sie bereits. Sie haben eine weite Verbreitung bei der nächsten Klasse, den niedersten dem Landleben völlig angepassten Wirbeltieren, den grossen Wasserechsen, und, was vor allem wichtig ist, haben bei der so viele, sonst bereits verschwundene Körpereigenschaften aufweisenden Hatteria eine grosse Verbreitung und einen auffallend klaren, vielleicht primitiven Bau. So scheinen sie bis zu den Säugetieren, oder vielleicht nur bis zu gewissen Ordnungen oder Arten der Säugetiere hinüber sich erhalten zu haben, wo sie als einer der vielen, der Säugetierhaut eigenen Nervenendapparate bestehen und zwischen den Tastkörperchen, Haaren und freien Endigungen der weichen Haut ein bisher unbeachtetes, und auch jetzt noch nicht in seiner physiologischen Bedeutung aufgeklärtes Dasein führen.

Maurer bringt das an der Stelle einer Sinnesknospe entwickelte Perlorgan des Fisches mit dem nach seinen Forschungen ebenfalls an der Stelle einer solchen entwickelten Amphibientastfleck und mit dem, eines Sinnesknospenstadiums baren Reptilientastfleck in phylogenetischen Zusammenhang. Dieser Reihe schliesse ich das einzige ähnlich gebaute Hautorgan des Säugetiers an, welches von allen übrigen Hautorganen abweicht, sowohl bei Säuge- wie bei niederen Tieren, und mit dem eben nur einzig und allein der Tastfleck der kaltblütigen Wirbeltiere im Bau eine Ähnlichkeit zeigt, die aber zugleich eine Übereinstimmung bis ins Einzelne darstellt.

Durch diese Ähnlichkeit, durch die vergleichende Morphologie der Organe sind wir zu der geschilderten Anschauung gelangt. Es bleibt uns aber noch ein weiterer Weg der Betrachtung übrig, um den Beweis des Zusammenhangs der Haarscheiben mit den Tastflecken niederer Tierklassen zu vervollständigen. Dieser Weg besteht in dem Aufsuchen topographischer Beziehungen, welche den Haarscheiben und den Tastflecken gemeinsam sind. Es handelt sich hierbei nicht um die spezielle Topographie (die

Ausbreitung dieser Organe am Körper), welche Maurer für die Abstammung der Haare nutzbar zu machen sucht. Es handelt sich vielmehr um jene feinere, mehr allgemeine Topographie, welche die allgemeingültigen Gesetze in dem Verhalten des einzelnen Organs zu seiner eigenen nächsten Umgebung klarlegt. Dabei müssen sich die Beziehungen unserer Nervenendapparate zu anderen Hautbildungen ergeben, welche als homolog in Reptilien- und Säugetierhaut bereits anerkannt sind.

Derartige Bildungen sind vorhanden. Sie bestehen in den Schuppen beider Tierklassen, deren phylogenetische Gleichbedeutung Weber und seine Schule, und ganz besonders de Meijere und Reh zu grosser Wahrscheinlichkeit führten.

A. Die Schuppen der Säugetiere.

Reh muss in seiner grossen Übersicht über die Schuppen der Säugetiere die allermeisten Gründe, welche für die Entstehung dieser Schuppen durch Anpassung an äussere Lebensverhältnisse ins Feld geführt werden, als ungenügend zurückweisen, und kommt zu dem Ergebnis (S. 200), dass sie keine Anpassungen seien, sondern als ererbte Bildungen angesehen werden müssen. Die Vererbung kann nur von niedriger stehenden Tierarten her stattgefunden haben und wird allgemein als ein Erbteil reptilienartiger Vorfahren der Säugetiere angesehen, deren Urväterschaft ja namentlich in der zu den Monotremen überleitenden, abwärts zu den Hatteria-ähnlichen Rhynchocephalen möglicherweise in Beziehung stehenden Form der Pelycosauria aus vielen anderen morphologischen Gründen angenommen wird.

Wie verbreitet die Schuppen der Säugetiere sind, beweist Rehs systematische Übersicht der deutlich nachweisbaren Säugetierschuppen. Aber eine bei Weitem grössere, ja allgemeine Verbreitung der Schuppen lehrt uns de Meijeres Nachweis, dass die Stellung der Haare auch da, wo keine Schuppen und Hautfalten mehr vorhanden sind, dennoch durch die Annahme eines (rudimentär gewordenen) Schuppenbesatzes der Haut erklärt werden muss.

In meinen früheren Mitteilungen habe ich bereits auf die topographische Übereinstimmung all dieser nervösen Hautapparate in der Beziehung hingewiesen, dass sie sich immer am Hinterende der Schuppe (Reptil), und bei den Säugetieren an einer Stelle finden, welche dieser Reptilienlokalisation entspricht.

Namentlich in der menschlichen Haut haben wir es deutlich gesehen, dass im spitzen Winkel zwischen freiem Haarschaft und der Hautoberfläche die Haarscheibe eingelagert ist. in dem Raume also, der von Haarfollikel einerseits, Ansatz des Musculus arrector pili andererseits umgrenzt wird. Wie man auch über die Beziehung von Haaren zu Schuppen denken mag, immer ist es klar, dass diese Stelle entweder dem Hinterende der Schuppe oder einem Punkte hinter dem Hinterrande der Schuppe entspricht. In der menschlichen Haut haben wir nun ausserdem noch die deutlichen Spuren rudimentärer Schuppen, so deutlich sie nur immer gewünscht werden können, sodass die Stelle der Haarscheibe direkt mit der des Reptiliensinnesorgans verglichen werden kann.

Es ist, wie durch vielfach wiederholte Untersuchungen bekannt ist, die typische Anordnung der menschlichen Haare, vor allem der Körperhaare, die Dreihaargruppe, welche häufig in der Anordnung gefunden wird, welche als Schuppenstellung bezeichnet wird, d. h. die Stellung in einer Querreihe, welche durch die Wirkung einer nunmehr verloren gegangenen Schuppe entstanden zu denken ist.

Diese Disposition, welche nach de Meijere die Grundform und die verbreitetste Form der Haarstellung ist, besteht in prachtvoller Ausbildung an der Haut des Schimpanse, vielfach auch beim Orang-Utan, und ist bei vielen Menschen stellenweise zu finden. Sehr oft ist sie, ganz besonders an den Handrücken und den Vorderarmen (Fig. 17, 18), an der Vorderseite des Oberschenkels, an der Peniswurzel, am Kreuz (Fig. 16) schon deutlich mit blossem Auge erkennbar; zuweilen ist das Mittelhaar stärker, oft ist es allein vorhanden. Seltener findet man die Haare nur zu zweien nebeneinander, und es beweist dann oft ihre ungleiche Grösse, dass hier das dritte Haar, auf der anderen Seite des grösseren, verschwunden ist, welches die Dreihaargruppe ergänzen würde. Auf diese Anordnungen ist von physiologischen Gesichtspunkten aus schon vor langen Jahren durch Pohl-Pincus hingewiesen worden, welcher auf diese Gruppierung der Haare die Gleichmässigkeit des Haarbestandes trotz immerwährenden Wechsels zurückführt.

Wo makroskopisch die Haarstellung wegen der Kleinheit der Menschenhaare nicht erkannt werden kann, z. B. an den

lanugobehaarten sogenannten „nackten“ Stellen, da erweist das Mikroskop häufig das Vorhandensein von drei nebeneinander stehenden Follikeln.

Nach der als wohlbegründet anzusehenden Anschauung, die de Meijere besonders nachdrücklich vertritt, sind diese Querreihen von drei Haaren durch die Entwicklung der Haare unter den Schuppen, oder besser (mit Reh) am hinteren Ende von Schuppen entstanden. Wo die Schuppen noch vorhanden sind, da stehen die Haare hinter ihnen oder noch in ihrem Bereiche in ihrer hintersten Partie (meist unter ihnen); wo keine Schuppen nachgewiesen werden können, liegt nichts näher als die Annahme, dass sie in der Vorfahrenreihe ursprünglich vorhanden waren und im Laufe der Entwicklung verschwanden, als ihre Spur nur zurücklassend die Querstellung der Haargruppe, die oben bereits genannte „Schuppenstellung“.

B. Schuppen vor dem menschlichen Haar.

Beim Menschen ist nicht allein die Schuppenstellung als Spur der Schuppe vorhanden, sondern häufig findet man auch wirklich noch ein Gebilde, das nur als Schuppenrudiment angesprochen werden kann. Dieses besteht in einer scharfumgrenzten Hautpartie, an deren querem hinteren Ende, wie die Theorie es verlangt, die Haare durch die Haut hervorkommen (Fig. 17, 18, 14).

Bei gewissen Menschen sieht man, wenn man in der Weise, wie im Anfang dieser Arbeit beschrieben wurde, die Haare bei guter Beleuchtung betrachtet und ihre Austrittspunkte ins Auge fasst, an der Seite des stumpfen Winkels zwischen Haar und Hautoberfläche noch eine weitere glatte Hautpartie. Diese liegt liegt demnach der Haarscheibe gegenüber. Sie kommt viel seltener in grösserer Deutlichkeit vor als die Haarscheiben, und nur selten mit der Haarscheibe zusammen an demselben Haar. Sie bevorzugt die deutlichen Dreihaargruppen und ist seltener an den einzelnen, weniger dicken Haaren, welche der Standort der Haarscheiben sind. Ganz besonders deutlich sieht man sie an derberer Haut, namentlich von Handarbeitern (Schmieden), und an verdickter (lichenisierter) Haut, vor allem bei gewissen Formen der als lichen chronicus bekannten Hautverdickung.

Meistens ist sie eine glattere, halbmondförmig das Haar umgreifende Hautfläche, auf welcher die Hautfelderung flacher

ausgedrückt ist als in der Umgebung, aber meistens nicht ganz verwischt, als Zeichen, dass diese Partie keine so eingreifende Texturänderung darstellt wie die Haarscheibe, die stets frei ist von der Hautfelderung. Sie tritt daher im lichen chronicus besonders deutlich hervor, weil sie nicht an der pathologischen Rauhigkeit und stärkeren Faltung der Haut teilnimmt, welche dieser Affektion angehört. Nach ihrer freien Seite hin wird sie durch eine seichte, schmale aber scharfe Furche oder Linie abgegrenzt. Meistens erhebt sie sich ein klein wenig über das Niveau der umgebenden Haut. Wo sie besonders deutlich ist, bildet der hintere, dem Haare naheliegende Teil eine quere Umfaltung senkrecht zur Hautoberfläche, sodass ein kleiner stufenförmiger Absatz entsteht, unter dem das Haar oder die Haargruppe hervorkommt (Fig. 18). Der Bau dieser Haarschuppe ist ohne alle Besonderheiten. Sie hat die Form einer flachen Schale; die Retezapfen in ihrem Gebiete sind ziemlich abgeflacht, sodass eine einfache, flachgewölbte Epitheldecke den Raum über der intrakutanen Follikelpartie überdacht. Besondere Anordnungen des Bindegewebes, der Nerven und Gefässverteilungen habe ich nicht gefunden.

Dieses Gebilde, welches wir als Rudiment einer Schuppe auffassen müssen, tritt als ein neues Element zu den Anhangsgebilden des Haares hinzu und ergänzt den aus Haarfollikel mit Drüsen und Bindegewebshüllen, Nerven, Gefässen, Muskeln bestehenden Komplex, zu welchem wir im Beginn der Arbeit als weiteren Bestandteil die Haarscheibe hinzugefügt hatten, zu einem in sich abgeschlossenen Ganzen. Für diesen Komplex, der, soweit es sich um Haare und Drüsen handelt, aus dem Epithelkeim von Marks und Roemer hervorgegangen und von de Meijere mit den guten Namen Haargruppe und Haarbündel bezeichnet wurde, ist es notwendig, einen neuen Namen einzuführen, in welchem Haarschuppe und Haarscheibe mit einbegriffen sind.

Da es möglich ist, entsprechend den ursprünglichen Schuppengebieten, die ganze Hautoberfläche schematisch in aneinander grenzende Bezirke zu zerlegen, schlage ich den Namen Haarbezirk für diesen Komplex vor. Dieser Haarbezirk ist bilateral gebaut, wird also durch seine Längsachse in eine rechte und eine linke, einander ziemlich gleiche Seiten geteilt. Sein Vorder-

rand beginnt mit der freien Seite der soeben geschilderten Haarschuppe, deren Hinterrand an das Haar stösst; hinter dem Haar folgt die Haarscheibe (Fig. 17, 18). Ob ihr Hinterrand zugleich als Hinterrand des Haarbezirks zu betrachten ist, ergibt die folgende Besprechung.

Von Wichtigkeit für unsere Vergleichung des Reptilientastflecks mit der Haarscheibe ist die Lage der Scheibe zur Schuppe. Es handelt sich hierbei um die Entscheidung, ob die Haarscheibe noch zu dem Haar gehört, hinter dem sie liegt und damit die hinterste Bildung des Haarbezirks bildelt, oder ob sie zu einem andern Haarbezirk gehört, dessen vorderstes Element sie dann sein würde.

Von dieser Entscheidung hängt es ab, wo der Hinterrand des Haarbezirkes anzusetzen ist bei den Säugetieren, welche Haarscheiben besitzen. Durch Reh ist der Hinterrand der Säugetierschuppe gegen die ursprüngliche Anschauung, die das Haar hinter der Schuppe heraustreten liess (Weber), bereits rückwärts geschoben worden, indem er nachwies, dass das Haar im Schuppengebiet selbst herauskommt, der Hinterrand also erst hinter dem Haar anzusetzen ist.

Ich bin der Ansicht, dass der Hinterrand des Haarbezirks hinter die Haarscheibe zu verlegen ist; das beweisen alle Tatsachen, welche wir bezüglich ihrer Lage kennen gelernt haben.

Vor allem die Haarscheibe des Menschen gehört ohne Zweifel zu dem ihr benachbarten Haar. Ein Blick auf die Haut lehrt, dass eine topographische Beziehung zu irgend einem anderen Haar garnicht möglich ist. Die genaue Untersuchung ergibt, dass die Haarscheibe mit dem neben ihr liegenden Haare an denselben Nervenzweig angeschlossen ist, der von der Schuppenseite, also dem vorderen Teil des Haarbezirks, her kommt und erst Fäden zum Haar, dann zur Haarscheibe abgibt.

Ganz ebenso verhält es sich im Haarbezirk von Cynocephalus sphinx.

Ähnlich, aber schwerer erkennbar, liegen die bisher nicht so genau durchgearbeiteten Verhältnisse der Echidnahaut.

Die Haarscheibe muss zu dem vor ihr gelegenen Haar gerechnet werden; das Hinterende der Schuppe liegt hinter der Haarscheibe.

Nachdem wir so die topographischen Beziehungen des Haarbezirks klargelegt haben, steht es uns frei, einen Vergleich zwischen seinen Organen und denen der Reptilienschuppe, die eine ihm entsprechende Einheit darstellt, zu ziehen.

Wir dürfen nach unseren bisherigen Besprechungen folgende Voraussetzungen als bewiesen ansehen.

1. Die Säugetierschuppe ist keine Neubildung der Säugetierhaut. Sie ist eine von reptilienähnlichen Vorfahren ererbte Bildung (Beweisführung durch Reh), die mancherlei Veränderungen durchgemacht hat.
2. Zur Säugetierschuppe gehört das Haar mit seinen Anhangsbildungen, und zum Haar wiederum gehört durch die beiden gemeinsame Innervation die Haarscheibe, wo sie vorhanden ist.

Die Haarscheibe hat da, wo die Gruppierung der Haare einen sicheren Nachweis erlaubt (Mensch, Cynocephalus, Echidna), stets dieselbe topographische Beziehung zum Haar. Sie hängt an demselben Nervenzweig und liegt hinter der Haargruppe. Da einerseits durch die konstanten topographischen und physiologischen Beziehungen zwischen Haarscheibe und Haar ihre Zusammengehörigkeit bewiesen erscheint, und da andererseits anerkannt ist, dass das Haar zu der vor ihr liegenden Schuppe gehört, so ergibt sich, dass auch die Haarscheibe zu der vor ihr liegenden Schuppe gehört. Wo Haarscheiben vorhanden sind, liegt demnach der Hinterrand des Schuppenbezirks erst hinter der Haarscheibe.

Ob das Haar nur topographisch, oder ob es genetisch zur Schuppe, unter deren Hinterrand es hervorkommt, gehört, darüber sind die Ansichten geteilt.

Die Beziehung von Haar und Haarscheibe zu der vor ihnen liegenden Schuppe könnte eine rein topographische sein. Wir müssten dann annehmen, dass die Haarscheibe als eine Neubildung der Säugetierhaut zu betrachten sei. Dagegen spricht aber, dass gerade die niedersten Säugetiere sie in der ausgebildetsten Form besitzen, dass sie in der Haut sehr primitiver und paläontologisch als sehr alt zu betrachtenden Säugetierformen vorkommen.

Die Annahme einer Neuentstehung ist bei unseren geringen Kenntnissen von diesem neuen Organ nicht ohne weiteres erlaubt.

Sie würde alle Erklärungsmöglichkeiten abschneiden. Es ist unsere Pflicht, uns nach immer neuen Vergleichsobjekten für dieses Organ umzusehen. Maurer, welcher für die Ableitung der Haare von epithelialen Sinnesorganen der wasserlebenden Tiere eintritt, stellt für die durch die ganze Säugetierreihe hindurch gleichartig gebauten Haare eben diese Forderungen auf. Er schliesst aus der Gleichförmigkeit des Haartypus, dass seine Entstehung weit im Stammbaum zurückliegt. Derselbe Schluss muss auch uns bezüglich der Haarscheibe gestattet sein, welche bei allen mit Erfolg untersuchten Säugetieren und beim Menschen von der gleichen Bauart ist.

Wie die vorhergehenden Seiten erkennen lassen, fanden wir ähnlich gebaute Organe in der Haut niederer Tiere, namentlich auf den Schuppen der Reptilien, und wir waren durch diese Ähnlichkeit des Baues geneigt, beide Organe als homolog zu betrachten. Über die Lücke in der Vergleichung, welche die weite Entfernung der beiden Tierklassen klaffen liess, wurden wir bis zu einem gewissen Grade durch die Überlegung beruhigt, dass auch andere Nervenendorgane (Kolbenkörperchen, Organe der Mundhöhle) in beiden Tierklassen vorkommen.

Wir suchten aber, um zu grösserer Sicherheit zu gelangen, noch einen zweiten direkten Beweisgrund neben der äusseren Ähnlichkeit in der Topographie, und glauben ihn auch gefunden zu haben in dem Verhalten. welches die Säugetierhaarscheiben und die Reptilientastflecke zu den Schuppen besitzen.

Im Haarbezirk finden wir hintereinander 1. Schuppenrudiment, 2. Haar, 3. Haarscheibe.

In der Reptilienschuppe finden wir am Hinterende den Tastfleck, sonst keine Differenzierung von Organen Dieses Verhalten bietet uns Hatteria, die Krokodile (cf. Oppenheimers Fig. 5 und 8) und die Schlangen an einer grossen Zahl der Körper- und Extremitätenschuppen.

In diesen beiden Gebilden, im Haarbezirk des Säugers (Mensch, Cynocephalus, Echidna) und in der ihm gleichzusetzenden Schuppe des Reptils, finden wir also an homologen Stellen das Sinnesorgan, das bei beiden Tierklassen einen völlig übereinstimmenden Bau besitzt. Somit ergibt sich auch bei dieser Betrachtungsweise, welche die topographische Beziehung zu anderen, miteinander identifizierten Organen berücksichtigt,

wiederum derselbe Schluss, dass Reptilientastfleck und Haarscheibe identische Bildungen sind.

VII. Schlussbetrachtungen.

Abstammung von Haarscheibe und Haar.

Im vorhergehenden Abschnitt habe ich mich Maurers Ausführungen über die Abstammung des Reptilientastfleckes vom Perlausschlag der Fische angeschlossen. Wie sich aus meinen vielfachen und von vielen Seiten her unternommenen Versuchen, die Haarscheiben mit diesen Tastflecken zu vergleichen, ergibt, habe ich den von Maurer nur bis zu den Reptilien durchgeführten Entwicklungsgang (seine Überleitung zu den Vögeln ist von Keibel durch die genaue Durchforschung der Federentwicklung m. E. mit ausreichenden Beweismitteln zurückgewiesen worden) bis zu den Säugetieren und dem Menschen hindurch fortgeführt. Da ich von den verschiedensten Gesichtspunkten ausgehend immer wieder zu demselben Ergebnis gelangt bin, glaube ich, den Beweis in ausreichender Weise geführt zu haben, dass die Organe der Säuger denen der Reptilien gleichzustellen sind.

Mit dieser Ausführung hat die Ableitung, welche Maurer den wichtigsten Organen der Säugetierhaut, den Haaren, zu teil werden lässt, zunächst keine Berührungspunkte. In ihr ist kein Moment enthalten, welche gegen Maurers Haarabstammungslehre zu verwerten wäre Vielmehr lässt sich apriori gar nichts gegen die Vorstellung sagen, dass zweierlei Abkömmlinge der Lateralorgane sich auf demselben Hautgebiet (der Schuppe resp. dem Schuppenbezirk) nebeneinander bis in die höchsten Wirbeltierklassen hinein erhalten sollten. Die Beziehung zwischen Haarscheibe und Haar ist, wie Maurer richtig bemerkt (Ursus, S. 537), nur die, dass beide nebeneinander liegen, allerdings, wie ich bemerke, in einer phylogenetisch hochwichtigen und konstanten Weise.

Maurer leitet, wie bekannt, die Verhältnisse der Säugetierhaut von den äusseren Bedeckungen der Amphibien ab, von deren Stegocephalen-Verfahren er den Stammbaum der Mammalia ausgehen lässt. Die Haare stammen in direkter Linie von den ihnen im Bau angeblich so ähnlichen Nervenendhügeln ab, nach Ausfall von deren spezifischen Sinneszellen und dem sie ver-

sorgenden Lateralnervensystem. Die Grundlage der Haare bilden die Nervenendhügel, da diese allein alle Teile, welche mit dem Bau der Haare übereinstimmen, besitzen (S. 316, 323). Der sensorische Nervus lateralis fällt mit dem Zugrundegehen der Endigungen (mit dem Übergang vom Wasserleben zum Landleben) aus, und damit erleidet das Organ einen Funktionswechsel (S. 323): die Nebenfunktion der Stützzellen als Schutzapparat wird zur Hauptfunktion; die Innervation wird von sensiblen Nerven übernommen.

Das Hervorgehen der Haare aus den Endhügeln ist durch die gleiche Lokalisation beider (namentlich im Gebiete des Gesichts) zu erkennen.

Wie im Frühjahr bei den Tritonen, wie beim Wachstum von Fischen und Amphibien eine Vermehrung der Lateralorgane durch Teilung eintritt, welche die Grundlage der Gruppenbildung dieser Organe bildet (S. 322), so vermehren allein von allen Epidermoidal- oder Integumentalgebilden sich die Haare der Säugetiere durch Teilung eines ursprünglich einzelnstehenden Haares.

Alle jetzt lebenden Zwischenstufen zwischen den Fischen und wasserlebenden Amphibien einerseits und den Säugern andererseits sind frei von einer Andeutung derartiger Umwandlung.

Maurer leitet aber auch, wie wir bereits sahen, die Perlorgane der Fische und nach ihnen die Tastflecke von Amphibien und Reptilien ebenfalls von ausgefallenen Lateralnervenendigungen ab.

Wir werden also, seinen beiden Anschauungen folgend, bei allen Säugern, die Haarscheiben besitzen, in demselben Haarbezirk zwei Organe nebeneinander finden, die in ihrer Entstehungsgeschichte ihren Ausgangspunkt in den epithelialen Hautnervenendorganen der Fische und Amphibien haben, erstens das Haar, entstanden durch direkte Umwandlung des Nervenendhügels, zweitens die Haarscheibe, entstanden auf indirektem Wege, als Umbildung des, dem ausgefalleneu epithelialen Endorgan folgenden Perlorgans.

In seiner neuesten Arbeit, in welcher sich Maurer auch bereits mit meinen Angaben über die Haarscheiben beschäftigt, setzt er (S. 532 ff.) nochmals Haar und Reptilienschuppe in einen scharfen Gegensatz zu einander. Er wiederholt kurz die Eigen-

tümlichkeiten im Bau und in der Vermehrung der Haare, bespricht die Gruppenanordnung, bei der hinter jeder Schuppe mehrere Haaranlagen auftreten. Er führt alle Gründe an, welche gegen eine Umwandlung der Schuppe in ein Haar im Laufe der Phylogenese sprechen, und darf in dieser letzteren Beweisführung wohl allgemeine Anerkennung erwarten.

Sodann bemüht er sich, die Ansicht zurückzuweisen, welche die Haare aus einem Teil der Schuppe hervorgehen lässt, indem er sie als halbe Maßnahme und nicht zur Deutung aller Verhältnisse ausreichend bezeichnet, im Gegensatz zu seinem vergleichenden Vorgehen, dessen durch folgerichtige Schlüsse erhaltenes Ergebnis die Entwicklung und den Bau der Säugetierhaare verständlich mache, was bisher auf anderem Wege nicht möglich gewesen sei (Epidermis, S. 316).

Ich habe in meiner zweiten Mitteilung bezüglich dieser Ableitung der Haare zur Vorsicht gemahnt und auf die Möglichkeit einer Vergleichung mit anderen epithelialen Gebilden niederer Tiere hingewiesen. In der hier vorliegenden Arbeit, welche auf Grund erweiterter Kenntnisse zu ganz denselben Schlüssen führte, wie meine bisherigen Mitteilungen, bin ich nicht im Stande, auf die Frage nach der Abstammung des Haares einzugehen. Ich bemerke im voraus, dass ich die Ableitung des Haares vom Nervenendhügel und die Entscheidung, ob das Haar etwa eine Neuerwerbung der Säugetiere sei, hier nicht berühren werde und betrachte diesen Punkt, welcher unsere übrigen Erörterungen nicht beeinflussen kann, hier als nicht zur Diskussion stehend. Ich füge noch hinzu, dass ich Maurers Ansicht beipflichte, dass die nervenarme Haarpapille nicht mit der starkinnervierten Schuppenpapille des Reptils zu vergleichen ist. Maurer sieht in diesem Unterschiede der Innervierung einen Hauptunterschied zwischen der Schuppenpapille und der Haarpapille. Nach unseren Ausführungen ergibt sich die Verschiedenheit beider (die schon aus dem Zugeständnis folgt, dass das Haar nicht als eine direkte Umwandlung der Schuppe betrachtet werden darf) daraus, dass die Haarpapille nur ein verschwindender Teil des Bindegewebes ist, welches den Haarbezirk des Säugetiers erfüllt. Das Bindegewebe — oder wenn wir wollen die Papille — der Reptilienschuppe hat aber ihr Vergleichsobjekt in dem ganzen Bindegewebe des Säugetier-

haarbezirks, wie wir ihn auffassen. Wenn unsere Ableitung der Haarscheibe richtig ist, dann entsprechen die sensiblen Nerven der Tastfleckschuppe des Reptils den Nerven der Haarscheibe im Schuppenbezirk (Haarbezirk) des Säugetiers. Die Haarpapille hat mit der Schuppenpapille demnach von Seiten der Innervierung her nichts zu tun.

In dieser Beziehung befinde ich mich also mit Maurer in Übereinstimmung.

Ich bin aber trotzdem gezwungen, wie nach meinen Bemühungen, den Säugetierschuppenbezirk zu rekonstruieren, zu erwarten ist, die von Maurer zurückgewiesene Ansicht, dass das Säugetierhaar nur einem Teil des Schuppenbezirks resp. der Reptilienschuppe entspricht, als die richtige anzusehen.

Die Beziehung des Haars zur Schuppe ist keine rein topographische. Wir haben gesehen, dass der Tastfleck, zusammen mit der Schuppe, vom Reptil auf das Säugetier in Form der Haarscheibe übergegangen ist, dass das Haar aber in enger konstanter Beziehung zur Haarscheibe steht. Es liegt stets inmitten des Schuppenbezirks in den Fällen, welche durch das Vorhandensein der Haarscheiben diesen Bezirk noch in grösserer Ausdehnung erkennen lassen. Diese Lage wird indessen modifiziert:

a) Durch das Fehlen der Haarscheibe. Wo die Haarscheibe fehlt, ist der nachweisbare Hinterrand der Schuppe gleich hinter das Haar verschoben worden.

b) Durch die ausgeprägte Form der Säugetierschuppe, welche zu einer direkten Vergleichung der Säugetierschuppe mit der des Reptils geführt hat (Gürteltiere, Nager u. a.). Wir haben aber gesehen, dass eine derartige Identifizierung nicht möglich ist; der Reptilienschuppe entspricht vielmehr der ganze Säugetierhaarbezirk. In den mit Haarscheiben versehenen Haarbezirken ist das nachweisbare Schuppenrudiment (Mensch) oder sein Platz nur einem Teil der Reptilienschuppe homolog; bei den Schuppenbezirken ohne Haarscheiben muss es sich ebenso verhalten.

Die Lagerung der Haare hinter (oder noch besser im Hinterrande der) grossen Schuppen können wir nicht allein durch die Schutzwirkung erklären, welche die Schuppe dem verletzlicheren Gebilde gewährt haben soll, wenn auch manche Eigentümlichkeiten dər Haare, namentlich ihre Querstellung wohl mit Recht

als eine Folge dieser Wirkung betrachtet wird. Dass die Haare dort gerade angeordnet sind, ist meiner Ansicht nach begründet durch den Sitz der Tastscheibe am Hinterende der Reptilienschuppe, welchen Platz ihre Nachfolgerin, die Haarscheibe und das ihr stets benachbarte Haar auch weiterhin bei den Säugetieren bewahrten. Das Haar liegt zwar am Hinterrande der Schuppe, besonders aber vor der Haarscheibe. Da diese am Hinterrande der Schuppe von altersher ihren Platz hat, stellt, wenn sie ausfällt, das Haar das hinterste Gebilde des Schuppenbezirks dar.

Indessen wollen wir auf diese Punkte in der Topographie der Haare nicht an dieser Stelle eingehen. An sie müsste sich vor allem die Beziehung der Schuppen und Haarscheiben zu den Stammhaaren, sowie die Lokalisation der übrigen Haare anknüpfen. Mein Ziel ist in dieser Arbeit nur gewesen, die Beschreibung der Haarscheibe zu geben und der Versuch, ihre vergleichend-anatomische Bedeutung zu erklären. Für eine Besprechung, welche die Haare selbst mit in den Bereich der Betrachtung zieht, habe ich in dieser Arbeit nicht die ausreichenden Unterlagen dargeboten.

VIII. Zusammenfassung.

1. Bei Säugetieren der verschiedensten Ordnungen kommen an der behaarten Haut circumscripte, starkinnervierte Bezirke vor, welche als der Sitz besonderer Nervenendorgane (Sinnesapparate) anzusehen sind. Diese bisher unbekannten Organe sind von mir als Haarscheiben bezeichnet worden.

Sie bestehen aus einer Kappe verdickten, eigenartig modifizierten Epithels und einer Cutispapille.

2. Haarscheiben befinden sich an der menschlichen Haut fast über den ganzen Körper verbreitet. Sie liegen dicht neben den Haaren und bilden rundliche, 1 mm und mehr messende Gebiete, dermo-epidermoidal gebaut. Sie hängen ihrer Innervation nach sowie nach ihrer Lage eng mit den Haaren zusammen. Sie liegen im spitzen Winkel zwischen freiem Haarschaft und der Hautoberfläche.

3. Im stumpfen Winkel zwischen freiem Haarschaft und Hautoberfläche, genau der Haarscheibe gegenüber, liegt beim Menschen ein anderes, deutlich begrenztes, glattes Hautfeld, welches als Schuppenrudiment zu deuten ist.

4. Mit den bisher bekannten Anhangsorganen des Haarfollikels (Drüsen, Muskeln, Nerven, Gefässen etc.) zusammen konstituieren die Haarscheiben und die Schuppenrudimente ein wohldefiniertes Gebiet, für welches der Name Haarbezirk vorgeschlagen wird.

5. Haarscheiben sind bisher gefunden worden bei den Monotremen (Echidna, Ornithorhynchus), Insektivoren (Talpa), Nagetieren, Primaten (Cynocephalus, Homo). Da u. a. gerade die niedersten Säugetiere sie in der ausgebildetsten Form besitzen, ist es wahrscheinlich, dass sie nicht erst im Säugetierstamm entstanden sind, sondern bereits von den Vorfahren der Säuger auf diese vererbt sind.

6. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Haarscheiben mit den einzigen, ihnen ähnlichgebauten Nervenendapparaten, den Tastflecken der Reptilien und Amphibien (Hatteria, Krokodil, Schlange) zu vergleichen sind.

7. Die Haarbezirke sind morphologische Äquivalente der Reptilienschuppen. In beiden liegen die zugehörigen Nervenendapparate am Hinterrande. Die Schuppenpapille der Reptilien entspricht dem Bindegewebsbezirke in dem von mir mit dem Namen Haarbezirk (Schuppenbezirk) belegten Gebiet der Säugetierhaut. Die Schuppe der Säugetierhaut ist infolgedessen niemals ein einfaches Homologon der Reptilienschuppe, sondern entspricht stets nur einem Teil von ihr.

8. Die Lage des Haares im Haarbezirk (zwischen Scheibe und Schuppenrudiment) entspricht einer Stelle der Reptilienschuppe, welche undifferenziert ist.

Das Säugetierhaar hat kein Homologon in dem Gebiet der Reptilienschuppe; sein Platz ist leer.

Die Haarpapille ist mit der Schuppenpapille nicht vergleichbar. Von ihr ist in der Reptilienschuppe ebensowenig wie vom Haar eine Spur vorhanden.

Literaturverzeichnis.

Bethe, A.: Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. 44, 1895.

Botezat, E.: Die Innervation des harten Gaumens der Säugetiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 69, 3, 1901.

Derselbe: Die Nervenendigungen in der Schnauze des Hundes. Morpholog. Jahrb., Bd. 29, 4, 1902.

Derselbe: Über das Verhalten der Nerven im Epithel der Säugetierzunge. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 71, 2. 1902.

Derselbe: Über die epidermoidalen Tastapparate in der Schnauze des Maulwurfs und anderer Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung derselben für die Phylogenie der Haare. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 61, 1902.

Braun und Cartier: Zit. bei Hoffmann und Osawa.

Davies: Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentalgebilden. Morpholog. Jahrb., Bd. 15, 1889.

Dogiel, A. S.: Zur Frage über den Bau der Herbst'schen Körperchen und die Methylenblaufixierung nach Bethe. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 66, 3. 1899.

Eimer, Th.: Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 7, 1871.

Gegenbaur: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, Leipzig 1898.

Hoffmann, C. K.: Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. VI, 3, Reptilien Bd. II, 1890.

Huss, G.: Beiträge zur Kenntnis der Eimer'schen Organe in der Schnauze von Säugern. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 63, 1. 1898.

Keibel, F.: Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Herausgegeb. von Merkel-Bonnet, Wiesbaden 1896.

Krause, R.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Her. von O. Hertwig. Artikel Haut. Jena, G. Fischer 1901.

Langley, J. N. und Sherrington, C. S.: On pilo-motor nerves. Journal of Physiology, Bd. XII, 1891, S. 278.

Leontowitsch, A.: Die Innervation der menschlichen Haut. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiologie, Bd. 18, S. 142, 1901.

Leydig, F.: Über die äusseren Bedeckungen der Säugetiere. Archiv f. Anat. und Physiol., 1859.

Derselbe: Über Organe eines sechsten Sinnes. Dresden, E. Blochmann und Sohn. 1868. Abhandl. der K. L. C. Ak. Vol. 34.

Derselbe: Über die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 9, 1873.

Derselbe: Zur Deutung der epidermoidalen Organe im Integument von Säugetieren. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 52.

Marks, P.: Untersuchung über die Entwicklung der Haut insbesondere der Haar- und Drüsenanlagen bei den Haussäugetieren. I.-D. Giessen 1895.

Maurer, F.: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig, W. Engelmann, 1895.

Derselbe: Das Integument eines Embryo von Ursus arctos. Ein Beitrag zur Frage der Haare und Hautdrüsen bei Säugetieren. Haeckels Festschrift, Jena 1904.

de Meijere, J. C. H: Über die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb., Bd. 21, 3, 1894.

Derselbe: Über die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung. Morpholog. Jahrb., Bd. 23, 1895.

Meisner, C. F.: De amphibiorum quorundam papillis glandulisque femoralibus, Basel 1832.

Meissner, G.: Untersuchungen über den Tastsinn, I. Abt. Zeitschr. f. rationelle Medizin. 3. R., Bd. VII, S. 92.

Merkel, Fr.: Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere, Rostock 1880.

Oppenheimer, E.: Über eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. Morpholog. Arbeiten, Bd. V, 3, 1895.

Osawa, G.: Beitrag zur feineren Struktur des Integumentes der Hatteria punctata. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. 47.

Pinkus, F.: Ein Fall von Hypotrichosis (Alopecia congenita). Archiv f. Dermatologie, Bd. 50, 1899.

Derselbe: Zur Kenntnis des Anfangsstadiums des lichen ruber planus. Archiv f. Dermatologie, Bd. 60, 1902.

Derselbe: Über einen bisher unbekannten Nebenapparat am Haarsystem des Menschen: Haarscheiben. Dermatolog. Zeitschr. IX, 1902.

Derselbe: Zur Kenntnis des Haarsystems des Menschen. 2. Mitteilung. Dermatolog. Zeitschr. X, 1903.

Derselbe: Beitrag zur Kenntnis der menschlichen Haare. Verhandl. d. physiolog. Gesellsch. zu Berlin 1902/3.

Pohl, J.: Das Haar. 5. Aufl., Stuttgart 1902.

Poulton, E. B.: The Structure of the Bill and Hairs of Ornithorhynchus paradoxus; with a discussion of the Homologies and Origin of Mammalian hair. Quarterly Journal of microscop. Science 1894.

Reh: Die Schuppen der Säugetiere. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften, Bd. 29, 1896.

Retzius: Biologische Untersuchungen, Bd. VI.

Roemer, Fr.: Studien über das Integument der Säugetiere. II. Das Integument der Monotremen. Jenaische Denkschriften VI., 1898. (Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel).

Derselbe: III. Die Anordnung der Haare bei Thryonomys (Aulacodus) Swinderianus (Temminck). Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften, 31, 1898.

Schwalbe, G.: Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen, E. Besold, 1887.

Semon, R.: Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. 2. Bd.: Monotremen und Marsupialier. 1. Lieferung. Denkschr. der medizin. naturwiss. Ges. zu Jena, 5. Bd., 1894.

de Souza Fontes, L. R.: Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke des Ornithorhynchus paradoxus. J. D. Bonn 1879.

Steinmann, G. und Doederlein, L.: Elemente der Paläontologie, Leipzig, W. Engelmann, 1890.

Szymonowicz, W.: Beitr. zur Kenntnis der Nervenendigungen in Hautgebilden. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. 45, 1895.

Todaro: Zit. bei Osawa.

Weber: Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anatom. Anzeiger, Bd. VIII, 1893.

Wilson, J. T. und Martin, C. J.: Further observations upon the anatomy of the integumentary structures in the muzzle of ornithorhynchus. Proc. Linnean Soc. of New South Wales. Vol. IX. Ser 2nd., 1894.

Wohlauer: Entwicklung des Embryonalgefieders von Eudyptes chrysocoma. Zeitschr. f. Morphol. und Anthropologie, Bd. 4, 1901.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII—XI.

Fig. 1. Senkrechter Durchschnitt einer Haarscheibe. Tangentialschnitt, in welchem der Randwall ganz getroffen ist. Übersicht der Lagerung in der umgebenden Haut. Vergr. 80 mal (Zeiss AA, Oc. 2, Tubuslänge 200).

Fig. 2. Schnitt durch die Mitte einer menschlichen Haarscheibe, senkrecht zur Hautoberfläche; gutausgebildeter zentraler Zapfen. Vergr. ca. 250 mal (Zeiss DD, Oc. 2).

Fig. 3. Bauchhaut in der Umgebung des Nabels eines erwachsenen Mannes mit sehr vielen und sehr grossen Haarscheiben. Natürliche Grösse.

Fig. 4. Stück menschlicher Rückenhaut, die Hautfalten möglichst exakt wiedergebend, mit 13 Haaren, von denen drei mit Haarscheiben versehen sind. Vergr. 2 mal.

Fig. 5 und 6. Senkrecht zur Hautoberfläche geführte Schnitte durch eine vital mit Methylenblau gefärbte Haarscheibe. Die Nervenstämme sind mit Zahlen (1—3) bezeichnet und in jeder der beiden Zeichnungen aus 2—3 Schnitten eingetragen, um den Verlauf vom Stamm bis zur Endigung besser verfolgen zu können. Die Nervenendigungen sind nur aus je einem Schnitt so genau wie möglich mit dem Zeichenapparat dargestellt. Vergr. 190 mal.

Fig. 7 und 8. Schnitte durch die Mitte von zwei verschiedenen Haarscheiben des Menschen. Vergr. 80 mal.

Fig. 9. Schnitt senkrecht zur Hautoberfläche vom Bauch des Maulwurfs. Haarscheibe mit Nerv zwischen tiefen Follikeleinsenkungen eingelagert.

Fig. 10. Schnitt senkrecht zur Hautoberfläche vom Bauch einer erwachsenen Echidna (Freiburger Exemplar). Haarscheibe mit hinzutretendem Nerv.

Fig. 11. Bauchhaut desselben Tieres mit Haarbündeln und zwei Haarscheiben. Lupenvergr.

Fig. 12. Enthaarte Ornithorhynchushaut (Freiburger Exemplar). In ihr zwei Haarscheiben. Lupenvergr.

Fig. 13. Abbildung der Born'schen Wachsrekontruktion eines Haarbezirks (Mensch). Cutisfläche der Epidermis.

Fig. 14. Dasselbe. Epidermisfläche. Gelb Haarscheibe. Rot Schuppe. Blau Nerv der Haarscheibe.

Fig. 15. Senkrechter Schnitt durch menschliche Haut (Rücken). Die sehr deutliche Haarscheibe und eines der Haare der anliegenden Haargruppe sind getroffen, das Haar tangential durch die äussere Wurzelscheide. Vergr. 80 mal.

Fig. 16. Menschliche Haut der Kreuzgegend mit ausserordentlich deutlichen Dreihaargruppen in Reh-de Meijeres Schuppenstellung. Ein Teil der Haarbezirke ist, zum Vergleich mit Schuppen, schematisch rotumrandet.

Fig. 17. Haut eines starkbehaarten männlichen Vorderarms. Die Anordnung der Haargruppen (meistens Dreihaargruppen), der Scheiben und Schuppen ist, wie in Fig. 16, genau nach der im vorliegenden Fall vorhandenen Anordnung abgebildet. Haarscheiben gelb, Schuppenrudimente rot, Haare schwarz.

Fig. 18. Eine andere Stelle vom Arm desselben Menschen, welche ohne bunte Auszeichnung die Haarscheiben an fünf Haaren (hinter dem Haar), die Schuppenrudimente an fünf Haaren (vor der Haargruppe, besonders deutlich an den beiden starken Dreihaargruppen) zeigt.

Fig. 19. Ornithorhynchus (dasselbe Exemplar wie Fig. 12). Haut vom Fussrücken. Die Haarscheibe ist frei von dunklem Pigment, sehr stark innerviert (in dieser Zeichnung sind die Nervenverläufe aus 3—4 Schnitten eingezeichnet). Unter der Haarscheibe liegt ein Durchschnitt des unter ihr liegenden Haares, darunter Durchschnitte der Schweissdrüse, die in diesen Haarfollikel mündet.

Fig. 20. Ornithorhynchus (dasselbe Exemplar). Schnitt senkrecht durch die Körperhaut, etwas schräg zur Haarrichtung. Haarscheibe in ihrer grössten Ausdehnung getroffen. Ihre Cutis ist dunkler gefärbt als die Umgebung. Die Haarscheibe besitzt basal ein hohes Zylinderepithel.

Fig. 21. Schnitt durch eine Wachsplattenrekonstruktion des Haarbezirks von der Brust von Cynocephalus sphinx. Es ist die Haarscheibe und zwei Haarfollikel (a und b) der Länge nach getroffen (s. d. unter der Figur dargestellte Schema des Modells, von der Epidermisseite her gesehen). Die einzelnen Stücke der Follikel, der Schweissdrüse, der Nerven sind nach den verschiedenen, senkrecht zur Hautoberfläche geführten Schnitten, in denen sie liegen eingezeichnet, sodass — ausser der Projektion in eine Ebene — die Figur nicht schematisiert ist. Die Haarscheibe ist nach nur einem Schnitt gezeichnet. Der Muskel des Follikels b und ein kleiner Teil des Muskels von a ist schematisch zugefügt worden. Vergr. 60 mal.

Fig. 22. Tastfleck in einer Unterkieferschuppe des Alligators. Elastische Fasern gefärbt; sie lassen den aufsteigenden Nerv und den Tastapparat frei. Das Epithel über dem Tastfleck ist verändert. Vergr. 190 mal.

Fig. 23. Tastfleck in einer Rückenschuppe der Kreuzotter. Vergr. 190 mal.

Fig. 24. Tastfleck auf der Rückenschuppe einer Natter. Vergr. 190 mal.

Fig. 25. Wachsplattenrekonstruktion einer Schuppe von Hatteria punctata (Exemplar der Freiburger Anatomie) von der Epidermisunterfläche her gesehen. Gelb Tastfleck, blau Nerv. Vergr. 60 mal.

Fig. 26. Dasselbe Modell von der Epidermisoberfläche gesehen. Vergr. 60 mal.

Fig. 27. Epitheliales Endorgan von einer Oberlippenschuppe von Brachymeles. Vergr. 250 mal.

Allgemeingültige Bezeichnungen:

F = Haarfollikel; *G* = Gefässstamm der Haarscheibe; *H* = Haarscheibe; *Mb* = Muskelbündel; *N* = Nerv; *P* = Neue Haaranlage (Haarzapfen); *R* = Randwall; *Sch* = Schuppe; *Sd* = Schweissdrüse; *T* = Talgdrüse.



Über den allgemeinen Bauplan des Tracheaten-syncerebrums.

Von

B. Haller,

a. o. Professor der Zoologie a. d. Universität in Heidelberg.

Hierzu Tafel XII—XVII und 18 Textfiguren.

Jenes primäre dorsale Schlundganglionpaar, das als Ausgangspunkt für die Gehirnverhältnisse, gewissermassen als der Grundstock für die übrigen gangliösen Anschlüsse des Gehirns gedient hat bei der Formreihe der Annulaten, aber auch bei den Chaetognathen, findet sich nur noch bei den Turbellarien, Trematoden, Brachiopoden und einem grossen Teil der Mollusken. Bereits die Sipunculaceen zeigen eigenartigen sekundären Anschluss an diesen primären Stock, dem Urganglionpaar oder Archicerebrum. Mit der Segmentierung des Körpers erhielt es sich nur kurze Zeit — das bei den Neochordaten möglicherweise, wie ich dies schon früher ausgesprochen (14), in den Habenularganglien zu finden wäre — und zwar während der Ontogenese in der Trochophora. Mit der Angliederung von Segmenten an das erste praeorale Segment wurden jenem Ganglionpaar neue Zuschüsse aus früher bestandenen Einzelsegmenten des Bauch-, beziehungsweise Rückenmarks zugefügt. Es zeigt sich dies bereits bei den Archianneliden.

Früher am ersten Kopfmetamer zerstreut gelegene, primäre (aus einem oder doch nur wenigen Zellen gebildete) Sinnesorgane vermochten keine Veränderung am Gehirn zu bewirken, doch die Vereinigung von Sinneszellen zu Sinnesflächen zog auch eine dementsprechende Konzentration von Ganglienzellen in dem Rindenbelag des Gehirns nach sich.

Alle diese Momente kamen am Gehirne der Anneliden zur Geltung. Bei den Chaetopoden ist bereits das Gehirn in drei Abschnitte gegliedert: in das Tentakularganglion, das sogenannte Mittelhirn und das sogenannte Riechganglion, besser Dorsalganglion. Diese drei Ganglionabschnitte gehören drei

Segmenten an, das Tentakelganglion dem ersten, das Mittelhirn dem zweiten und das Dorsalganglion dem dritten, möglicherweise auch noch einem vierten bei manchen Formen. Sowohl die Paarigkeit dieser Ganglien, als auch ihre Zugehörigkeit zu den Segmenten zeigt sich trotz der bei den verschiedenen Vertretern verschieden differenzierten dreimetamerigen Gehirnes deutlich, wie dies Racovitza (38) nachgewiesen hat.

Die Tentakelganglien stellen die primären Schlundganglien oder beide zusammen das Archicerebrum dar. Die andern beiden paarigen Hirnabschnitt des so sekundären Gehirnes, des Syncerebrums entstammen dem oralen also zweiten und dem postoralen oder dritten Segment.

Eine höhere Entfaltung der beiderseitigen Abschnitte des Syncerebrums der Chaetopoden erfolgt durch die höhere Entfaltung ihrer peripheren Sinnesflächen: jener des Miltelhirns zu den vier Augen, jener des dorsalen Ganglionpaares zu dem Nuchalorgan. Mit der Minderung dieser Sinnesorgane bei gewissen Formen (Spinther) erfolgt naturgemäss eine Reduktion am Syncerebrum.

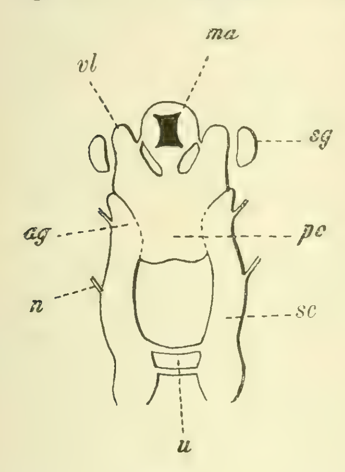
Eine sekundäre Einheitlichkeit des Chaetopodengehirns wird bedingt durch das Verhalten der neuroglialen Hülle, die das gesamte Gehirn umhüllt und stellenweise noch mit der Epidermis in ursprünglichem Zusammenhange verbleibt.

Somit involviert auch das primärste Arthropodengehirn mindestens die Zusammensetzung von nervösen Teilen dreier Metameren ihrer Ahnen, der Anneliden. Wie das ganze Gehirn der Myriopoden einfachere Zustände aufweist als jene der Insekten, so zeigt auch seine Ontogenese ursprünglichere Verhältnisse und lassen sich da Anschlüsse an die Chaetopoden feststellen. Nach den Untersuchungen Heymons über die Ontogenese der Myriopoden (21, 22), wird deren Kopf praeoral von einem unpaaren Abschnitt, dem Clypeus gebildet, welches die Anlage des Archicerebrums in sich fasst, und welches möglicherweise dem praeoralen Segment der Chaetopoden gleichzustellen wäre. Hierauf folgen zwei Paare anderer praeoraler Anlagen, welche die Frontallappen und die Sehganglien, zusammen das Protocerebrum liefern. Das Gesamtgebilde stellt das Acron vor. Auf dieses folgt das praeantennale Segment bei Scolopendra, das jedoch bei den Diplopoden onto-

genetisch nicht mehr auftritt und hier mit dem Acron schon verschmolzen sein dürfte. Das nun folgende Segment ist das antennale, hinter dem das intercalare der Chilopoden als rudimentäres erscheint, bei den Diplopoden auch ontogenetisch nicht mehr auftritt und für das zweite antennale Segment der Phyllopoden gilt.

Das Mandibelsegment und die beiden Maxillarsegmente liefern bereits das untere Schlundganglion.

Der Zuschuss an das Archicerebrum nimmt seinen Weg von hintern Segmenten aus durch die Schlundkommissuren und dieser Weg wird auch später bis an das Syncerebrum eingehalten. Es zeigt sich dies deutlich in der Ontogenese. Wie Spencer (41) gezeigt hat, weist das Syncerebrum der Metanaupliuslarve der Phyllopoden einen medianen, mit zwei Lappen (Textfigur 1, vl) das Medianauge (ma) umgreifenden, bilateral-symmetrischen Abschnitt auf, der nach hinten zu jederseits sich in eine gangliöse Schlundkommissur fortsetzt (sc). Jenen unpaaren Abschnitt bezeichnet Spencer als Protocerebrum (pc), welcher nach hinten das Syncerebrum abschliesst. Beim Nauplius noch selbständig, verschmilzt das Ganglion der ersten Antenne (ag) beim Metanauplius mit dem unpaaren Gehirnabschnitt (pc). Neben dem Vorderlappen liegt je ein Sehganglion (sg). Der Nerv der zweiten Antenne (n) rückt in der Ganglionmasse der Schlundkommissur nach vorwärts, indem es vorher bei dem Nauplius eine andere Lage eingenommen hatte.



Textfig. 1.
Syncerebrum und Schlundkommissuren des Metanauplius von Estheria (nach W. K. Spencer). *ma* Medianauge, *vl* Vorderlappen, *sg* Sehganglion, *pc* Procerebrum, *ag* Ganglion der ersten Antenne, *a* Nerv der zweiten Antenne, *sc* seitliche Schlundkommissur, *u* die beiden unteren Schlundkommissuren.

Das Gehirn der Arthropoden ist somit gleich jenem der Chaetopoden ein Syncerebrum mit dem wesentlichen Unterschiede, dass noch mehr hintere Segmente in es einbezogen wurden und die Phylogenese des Annulatengehirns wäre nach dem heutigen

Stande unseres Wissens etwa folgende. Die Anneliden stammen von Plathelminthenahnen ab mit Urganglien oder Archicerebrum, wobei aus jedem dieser nach analwärts zwei gangliöse Längsstränge, ein lateraler und ein medialer, sich fortsetzen. Mit der beginnenden Segmentation des aboralen Trochophoraendes rücken beide Strangpaare aneinander, wie dies Eisig (10) für den Bauchstrang der Anneliden schon vor langem annahm. Von dieser Vereinigung an erfolgt mit der Sprossung von Segmenten die Vermehrung der Ganglienknotenpaare nach hinten. Doch gelangt nur das laterale Strangpaar zu höherer Geltung, indem von seinem hinteren Ende aus der Bauchstrang sich entfaltet. Das mediane Strangpaar sinkt zu dem unpaaren Mediannerven (Faiber'scher Nerv der Hirudineen) herab, dessen segmentale Anlage von Escherich (11) für Insekten, speziell für Lucilia (Musca) caesar nachgewiesen wurde. Nur die Schlundkommissuren und die paarigen kopfwärtigen Hälften des unpaaren Mediannerven würden somit den ursprünglichen Längssträngen des Plathelminthenahnen entsprechen.

Mit der Konzentrierung der Sinnesflächen der Seitenaugen oder der Näherung von Einzelaugen zu einander, wie es R. Hesse annimmt, erfolgt bei den Tracheaten und Branchiaten die massigere Entfaltung der Sehganglien, die sich bei Arthemia noch in beginnender Weise zeigen. Dies wirkt wesentlich verändernd auf die Gestaltung des Syncerebrums ein. An letzterem lassen sich von nun an drei Regionen feststellen, die aus oben auseinandergesetzten Grunde mit jenem der Chaetopoden nicht gleichstellbar sind. Es sind dies erstens ein dorsales Gebiet, das Protocerebrum, von dem aus die Scheitelaugen innerviert werden und in welchem die Intelligenzsphäre gelegen ist. In letzterer gelangen die pilzhutförmigen Körper oder Globuli aus niedern Anfängen, bei Myriopoden, zur höchsten Entfaltung, am höchsten bei den sozialen Hymenopteren. Zweitens liegt jederseits dem dorsalen Gebiet je ein solches für das Komplexauge, das Sehganglion an und drittens findet sich ventralwärts je ein Antennalganglion, das Deutocerebrum, dem als ventraler Abschluss das Tritocerebrum folgt.

Niedere Zustände sind an dem Syncerebrum der Artemia und der Myriopoden bekannt geworden. Von diesen niedern Zuständen aus erfolgte die Weiterentfaltung des Gehirns der

Tracheaten und Branchiaten in durchaus konvergenter Weise. Über das Gehirn des Phyllopoden berichtet Berger (5), dass die Sehganglien die primärsten Zustände aufweisen (entsprechend dem Komplex von Becher-Augen) und dass in der ganzen Rinde des dorsalen Gebietes nirgends zu weiteren Differenzierungen gelangt.

Ausführlicher sind die Angaben Leydigs (32), über das Isopodengehirn. Zu jeder der beisammenliegenden Einzelaugengruppe — es handelt sich auch meiner Ansicht nach um eine weitere Vorstufe zum Komplexauge aus der Sinnesfläche — zieht je ein langer Nervenbündel aus dem Sehganglion und ist somit entsprechend den Augengruppen, eine beträchtliche Zahl solcher Bündel vorhanden. Das Sehganglion lagert einem frontalen Hirnganglion fest an und diese der beiden Seiten berühren sich medialwärts ohne ihre frühere Begrenzung aufzugeben. Unter jedem frontalen Hirnganglion liegt je ein rundes Ganglion, das Leydig als die „eigentliche Hirnanschwellung“ bezeichnet und vor jedem dieser befindet sich lateralwärts ein nach aussen in einen dicken Nerven sich verjüngendes Ganglion, wohl Tentakelganglion, aus dem aber auch noch andere feinere Nerven abtreten.

Einfache Zustände finden sich auch bei den Myriopoden. Leydig bildete das Gehirn von Glomeris ab. Darnach, sowie nach seiner Beschreibung, besteht dasselbe aus je einer Ganglienmasse, die durch eine schmale und kurze Kommissur zusammengehalten werden. Die langen Schlundkommissuren gelangen an den Bauchstrang. Was aber bereits aus diesen wenigen Angaben deutlich hervorgeht und für unsere Betrachtungen von Belang ist, ist der Mangel äusserlich wahrnehmbarer Sehganglien. Ausser den Sehnerven für die zahlreichen Einzelaugen gelangt noch ein anderer Nerv von der lateralen Hirnfläche zum Kopfsinnesorgan an der Augengruppe (sog. Tömösvary'sches Organ), ferner der Antennennerv zur Antenne.

Auch die Angaben P. Schmidts (40) über das Gehirn anderer Diplopoden, dem von Pauropus, lassen den Mangel von äusserlich wahrnehmbaren Sehganglien voraussetzen. Die die beiden seitlichen Hirnteile mit einander verbindende Kommissur ist hier so sehr verkürzt, dass die beiden Hirnhälften mit einander verschmolzen erscheinen. Eine seichte Querfurche teilt

dorsalwärts die jederseitige Hälfte des Gehirnes in eine vordere und eine hintere Hälfte, welche Schmidt für die beiden bezüglichen Kopfsegmente in Anspruch nimmt. Dabei wäre freilich darauf aufmerksam zu machen, dass bei Chilopoden der Nachweis eines ontogenetischen Praeantennalsegmentes erbracht ist.

Besonders durch die Untersuchungen Bergers (5), dann Rabl-Rückhardts (37) wurde die Kenntnis des Baues des bereits vierzehn Jahre früher nach seiner äussern Form hin durch Leydig genaustens bearbeiteten Hexapodengehirns erfolgreich gefördert. Sowohl bei Hexapoden als höheren Crustaceen gelangt es zu einer zweifachen Differenzierung im Sehganglion, zur Ausbildung des inneren und äusseren Marklagers (Berger), wobei letzteres durch die keilförmige Ganglionmasse nach auswärts seinen Abschluss findet. Von hier aus gelangt es zu einer Kreuzung der zur Retina ziehenden Faserbündel. Dieser äusseren Kreuzung gegenüber nach innen, gehen diese Nervenfasern eine innere zwischen den beiden Marklagern ein. Vom innern Marklager aus zieht ein Bündelsystem in das Gehirn hinein, dieses quer durchsetzend. Diese Fasern bilden den Nervus opticus Bergers. Dieser Nerv kann sich in Fällen sekundärerweise stark verlängern (Coleopteren, Palinurus) wann denn auch der Ganglienzellenüberzug eine Unterbrechung erleidet.

Als Retina bezeichnet Berger die Sehstabschichte (das eigentliche Komplexauge) und jenen inneren Teil der nervösen Lage, der bis zur äussern Kreuzung reicht. Dieser innere nervöse Teil der Retina weist mehrere Schichten auf; die äusserste ist die Nervenbündelschichte, die darauffolgende die Körnerschichte und auf diese folgt die Molekularschichte. Die innerste Lage stellt die Ganglienzellschichte dar. Bei Coleopteren, speziell der Cetonia, konnte Berger feststellen, dass der Rindenbelag des Sehganglions sich direkt in die Körner-, und Ganglienzellschichte fortsetzt und dass diese beiden Schichten geradezu die Fortsetzung jenes bilden, wobei zwischen Körner- und Ganglienzellschichte sich die Molekularschichte einschiebt.

In dem Gehirne selbst befindet sich schon bei Artemia, zentralst gelegen, ein eigenartig nervöses Zentrum, Dietls fächerförmiges Gebilde. Es ist ein linsenförmiger, aus „Markmasse“ gebildeter Teil, der bogenförmig von Nervenfaser-

lagen umgeben wird, zwischen welchen sich viele „Kerne“ befinden. Die Fasern stammen zum Teil aus dem Rindenbelag der vordern medianen Gehirnfläche und enden nicht im fächerförmigen Gebilde, sondern lösen sich alle Fasern „bloss dort auf“ und verlassen es dann in verschiedenster Richtung, wobei es auch zur Kreuzung im Gebilde gelangt.

In dem dorsalen Rindenbelage des Gehirns gelangt es zu einer Differenzierung, die bereits von Dietl (8) beschrieben ward und dann im primären Falle die Vorstufe der jederseits paarigen pilzhutförmigen Körper der Hymenopteren und Decapoden vorstellt. Dieser beginnenden Differenzierung wird bei Artemia noch keine Erwähnung getan. Beschrieben ist sie für Neuropteren, Orthropteren, Dipteren, Coleopteren, ferner bei höheren Crustaceen, so, dass sein allgemeines Vorhandensein festgestellt wurde. Es liegt jederseits als unpaares Gebilde bei Dipteren, Neuropteren und auch manchen Coleopteren wie Cetonia, indessen bei andern so bei Hydrophilus, Dytiscus, dann auch Orthropteren (Gryllus) bereits paarig auf jeder Seite ist. Als eine Differenzierung im Rindenbelage, besteht es aus kleinsten zellösen Elementen. Gleich wie aus jedem pilzhutförmigen Körper, entspringen aus jedem dieser Kernpaare, also auf jeder Seite je zwei Faserbündel. Diese beiden Bündel jeder Seite vereinigen sich nach vorne zu je zu einem Bündel und dann teilt sich jeder dieser gemeinsamen Bündel in zwei Teile. Der laterale dieser nach vorne und oben ziehend, endet an der Hirnoberfläche schwach kolbig angeschwollen, indessen der mediane winklig umbiegt, sich unterhalb des fächerförmigen Gebildes begiebt und hier mit dem der andern Seitenhälfte zusammentrifft. Weder Leydig noch Berger beobachteten einen Übertritt von Fasern des einen Bündels in den andern.

Ofsjanikof (35) und Krieger (31), in allerletzter Zeit Bethe (6) untersuchten das Gehirn von decapoden Crustaceen, ebenso früher schon Bellonci (4) jenes von Squilla.

Die genau detaillierten Angaben Bethes, möchte ich hier darum nicht wiedergeben, da die Homologisierung der einzelnen Hirnteile von Carcinus mit jenen der Hexapoden zur Zeit nicht genau durchgeführt sind.

Es bedarf dazu noch der vollen Berücksichtigung der Verhältnisse älterer Decapoden.

Die Angaben Newtons (34) über das Blattahirn mögen weiter unten besprochen werden.

Flögel (12) konstatiert das allgemeine Vorkommen des Zentralganglions bei den Insekten und seine Geringfügigkeit bei den Lepidopteren. Ferner stellt er fest die Formen, bei denen sich geringere und bei denen mächtigere Globuli sich finden und das ist wohl das Wichtigste in seiner Arbeit. Die grössten Globuli besitzt Vespa, darauf folgen Apis, Formica, die Ichneumoniden, dann Blatta; geringer als bei diesem Orthropteren sind die Globuli der Acridier. Klein sind sie bei Aeschna, Tabanus und rückbilden sich völlig (?) bei Hemipteren. Unter den Schmetterlingen ist bei Sphinx und Vanessa der vordere Ast des Stieles mächtig und verästelt sich, doch ist die Markmasse des Kelches sehr gering. Noch mehr ist die Ganglienzellschichte des Globulus bei den Mikrolepidopteren vermindert.

Nach Viallanes (42) zerfällt das Insektengehirn in ein Proto-, Deuto- und Tritocerebrum. Es besteht das Protocerebrum erstens aus den beiden Sehganglien — an denen die durch Berger angegebenen Teile unterschieden werden — und welche mit dem mittleren Protocerebrumteil durch je ein Tractus opticus verbunden werden. Dann zweitens aus diesem mittleren Teil, welches wieder jederseits einem Globulus (der vielfach sich in zwei Abschnitte differenziert) oder „corps pédonculés", dem Zentralganglion „corps central", und der protocerebralen Brücke besteht. Diese Brücke hat eine mediane Lage zwischen dem Abgange der beiden ocellaren Nerven und vereinigt die beiden Protocerebrumhälften.

Das Zentralganglion steht in Faserverbindung mit dem mittleren Protocerebrum (Cerebrallappen), den Globulis, den Sehganglien und den Antennalganglien (lobes olfactifs). Das Deutocerebrum wird durch die Antennalganglien vorgestellt, die durch eine wenig differenzierte Masse (lobe dorsale) unter einander verbunden sind. Aus ihrer hochdifferenzierten sensoriellen Masse entstehen motorische und sensorische Fasern. Die Glomerula olfactoria sollen durch eigenartig umformte Ganglienzellen — mit wenig Protoplasma — umgeben sein. Ausser der kommissuralen Verbindung unter einander, stehen die beiden Antennalganglien in Beziehung mit dem Protocerebrallappen und jenem des Tritocerebrums der gleichen Seite. Ferner ist eine Verbindung in

der „optico-olfactorialen Kreuzung“ vorhanden mit den Sehcentren. Dieses median gelegene Bündelsystem verbindet jedes Antennalganglion mit dem gleichseitigen und anderseitigen Sehganglion und Globulus, ferner mit dem Zentralganglion.

Nur der eigentliche Geruchsnerv als Hauptbündel entspringt aus dem Antennalganglion, indessen ein anderer jenem anlagernder dorsaler aus dem dorsalen Teil des Deutocerebrums entsteht und Gefühlfasern, sowie motorische Fasern führt.

Ausserdem entspringt aus dem Deutocerebrum noch die Wurzel des lateralen Darmganglions und dorsalwärts noch ein feiner Integumentnerv.

Als Tritocerebrum bezeichnet Viallanes das erste Unterschlundganglion, aus dem der Labralnerv („Geschmacksnerv“), ferner die Wurzel zum Frontalganglion abgeht.

Somit rechnet Viallanes zum ersten Abschnitt (Zoonite) des Syncerebrums das Protocerebrum, zum zweiten das Deutocerebrum. Beide sind gleich bei Onichophoren, Myriopoden und Hexapoden und den Branchiaten. Bei letzteren entspricht das Deutocerebrum dem Gebiet der ersten Antenne. Dem dritten Zooniten entspricht das Tritocerebrum, das aber nun verschieden bei den beiden Abteilungen, Tracheaten und Branchiaten, ist, insoferne bei letzteren sich dem Tritocerebrum noch ein oraler Abschnitt, jener der zweiten Antenne sich angliedert, der aber der ersten Abteilung (Onichophoren mitgerechnet) abgeht.

Als Unterschlundganglion bezeichnet Autor das dem vierten Zoonit angehörende Mandibularganglion.

Eine Zahl wertvoller Vergleiche knüpft Viallanes an seine Erörterung. Beeinflusst wird nach ihm die äussere Gestalt des Syncerebrums durch mehrere Momente, so durch die Art der Nahrung, indem ein weiter Ösophagus die einzelnen Teile der Subösophagealganglien mehr auseinanderhält (Blatta, Coleopteren) wie ein enger (Hymenopteren, Dypteren etc.). Dann wird das Gehirn naturgemäss durch die höhere oder geringere Entfaltung der Sinnesorgane am Kopfe beeinflusst. Grosse Komplexaugen der Libellen entfalten starke Sehganglien, die starke Reduktion der Antennen (Libellen) lässt das entsprechende Ganglion zurücktreten. Der Grad der psychischen Entfaltung beeinflusst die Mächtigkeit der Globuli. So sind diese mächtiger bei den Bienen- und Ameisenarbeitern wie bei ihren geschlechtlichen Individuen, bei

Blatta und Gryllus mächtiger wie bei den Acridiern. Die grössten Globuli finden sich aber bei Vespa. Dies wird nur bei Limulus übertroffen, indem bei diesem nach Viallanes die Globuli sich in viele Windungen legen.

In seiner grossen Abhandlung über das Gehirn der Tracheaten bespricht G. Saint-Remy (39) ausführlichst das Gehirn von Peripatus und der Myriopoden und erweitert unsere durch Balfour errungene Kenntnis des Onychophorengehirns, sowie jene durch Newport und Owen über das Myriopodengehirn. Für die Onychophoren stellt Saint-Remy das Vorhandensein dreier Somiten im Gehirn fest, die den drei Somiten bei Insekten und Crustaceen homolog sein sollen. Die beiden ersten Somite sind präoral, das dritte, das mandibulare Ganglion postoral. Das Vorhandensein der Globuli wird festgestellt und der Abgang eines feinen integumentalen Nerven medianwärts von jedem Globulus, eine Entdeckung Balfours, bestätigt. Das Antennalganglion, das mit dem Protocerebrum inniger verschmolzen ist wie bei Myriopoden, weist bereits die Glomeruli auf und der dicke Antennennerv wird von Ganglienzellen umlagert. Ausser dem Hauptantennalganglion findet sich noch eine andere antennale Ganglionverdickung ohne Glomeruli (lobule sensoriel accessoire). Die aus diesem Ganglion entspringenden Fasern dienen wohl einer Tastfunktion, verschieden von der aus dem Hauptganglion.

Aus drei Somiten besteht nach diesem Autor auch das Syncerebrum der Myriopoden, sodass auch für sie die Viallanessche Einteilung im Proto-, Deuto- und Tritocerebrum Geltung hat. Zum Protocerebrum gehören die beiden Sehganglien, die einfacher wie bei den Insekten gebaut sind, insoferne sie nicht völlig fehlen, wie bei dem augenlosen Geophilus. Aus dem mittleren Teil des Frontalganglions entspringt jederseits ein Nerv, der hinter und parallel vom Sehnerven verläuft und der Nerv des Tömösvary'schen Organes sein soll. Ein Integumentnerv verhält sich wie bei Onychophoren. Das Antennalganglion ist nur bei Lithobius und Scolopendra nach vorne zu gerichtet, aus dem bei ersterem ein einheitlicher, doch auch eine motorische Portion in sich fassender Nerv abgeht, bei letzterem aber viele. Sonst ist das Ganglion nach lateralwärts zu orientiert. Bei Julus ist die sensorielle Portion der Antennalnerven von der motorischen getrennt. Verbunden sind die beiden Antennenganglien durch

eine Kommissur, die innerhalb des Gehirns verläuft. Ausserdem besteht noch eine äussere Querverbindung an der Grenze zwischen Deuto- und Tritocerebrum die „Pont“, die gangliöse Rinde besitzt und in ihrer Mitte den unpaaren Darmnerven zum Frontalganglion abtreten lässt. Lateralwärts von der „pont stomatogastrique“ tritt jederseits ein anderer Darmnerv ab. Im Falle, dass die Brücke in das Gehirn einbezogen ist (Geophilus), treten zwei Nerven statt einem unpaaren an das Frontalganglion ab.

Die beiden Teile des Tritocerebrums, unter welcher Bezeichnung Saint-Remy die ganze laterale ösophageale Ganglienmasse versteht, werden durch eine subösophageale Kommissur zusammengehalten bei den Chilognathen, welche mit Ausnahme von Scutigera bei den Chilopoden in das Gehirn einbezogen ist.

Die Globuli sind überall vorhanden. Bei Julus findet sich noch eine „innere“ und eine „äussere“ Ganglienmasse im Frontallappen von gleichen kleinen Zellen gebildet wie der Globulus und wenn ich den Autor recht verstehe, möchte er diese beiden Massen noch dem Globulus zu zählen. Er sagt von der inneren Ganglienmasse „sa similitude de structure permmet de la considérer comme analogue à la masse ganglionaire externe, et on peut, à la rigueur, la regarder comme un deuxième calice“ (l. c. pag. 25).

Haben die frühern Forscher die Topographie des Tracheatengehirns ausführlich erforscht, so war es Kenyon (29) vorbehalten, vermittels der Chromsilber-Methode die Struktur zu ergründen. Dies tat er am Gehirne der Biene und liess nur eine bescheidene Nachlese übrig.

Er beschreibt einen feinen Nerven der jederseits zwischen Globulus und Sehganglion das Gehirn verlässt, von Viallanes bei Orthropteren als Integumentnerv der dorsalen Kopffläche erkannt ward, Kenyon ihn indessen für einen Nerven der Speicheldrüse hält. Sein Ursprung liegt indessen weit hinten, wohl im Tritocerebrum. Gleich hinter und neben dem Antennalnerven sah er ferner einen feinen Nerven, der jedoch seinen Ursprung nicht aus dem Antennalganglion, sondern aus jenem Gebiet nimmt (l. c. Taf. XX am[1]), den ich als das des Tritocerebrums bezeichne. Er nennt ihn den inneren motorischen Nerven der Antenne im Gegensatz zu einem andern, dem „äussern“

und der mehr Beziehungen zum Haupt-Antennalnerven hat und bereits von Newton (l. c.) bei Blatta gesehen wurde.

Bezüglich des Protocerebrums berichtet Kenyon (29) ausführlichst über die Globuli (the mushroom bodies). Es entsenden die kleinen Zellen ihrer Ganglienzellrinde stets einen Fortsatz der Markmasse (Calyx) zugewandt. Dieser Fortsatz teilt sich und während der kürzere Ast sich stark dendrisch (ähnlich den Fortsätzen der Purkinje'schen Zellen in der Kleinhirnrinde der Neochordaten) teilend im Kelchmark sich auflöst, wird der andere zu einem Längsfaserbündel im Stiele. Der Stiel des Globulus besitzt einen inneren Ast, der mit dem der andern Seite medianwärts zusammenstösst und einen vordern längern, der abgerundet vorne an der Vorderseite des Protocerebrums endet. Es teilt sich dann die Längsfaser und während dann der eine Ast in den innern Ast des Stieles gelangt, begibt sich der andere in den vordern. Im Stiele lösen sich diese Faseräste dann dendrisch auf.

Ein Zusammenhang des übrigen Protocerebrums mit den Globularstielen wird dadurch hergestellt, dass Zellfortsätze aus der Zellage unter dem Globulus in den Stiel treten und sich darin entweder aufzulösen oder sie bloss durchsetzen, das Zentralganglion durchqueren und im anderseitigen Stiele sich verästeln.

Das „nierenförmige" Zentralganglion (Central body) wird durch Nervenfasern und Tracheen in eine obere grössere und eine kleinere untere Portion abgeteilt. In den untern Teil gelangen Fasern zur Verästelung aus dem gleichseitigen Antennalganglion, dann senden verschiedene Fasern „Associationsäste" in das Gehirn und gibt es ausserdem noch Fasern aus Ganglienzellen der hintern Seite des Protocerebrums, die hinter dem Zentralganglion auf die andere Seitenhälfte gelangen und währenddessen Netzfortsätze in das Ganglion entsenden. Im Grossen und Ganzen stimmt somit Kenyon mit der schon frühern Angabe Bergers u. a. überein, dass viele Fasern das Zentralganglion bloss durchsetzen, legt aber ein geringeres Gewicht auf die Nebenverbindungen dieser Fasern mit dem Ganglion als seine Vorgänger.

Unter Associationsfasern fasst Kenyon alle jene langen Fortsätze aus der Ganglienzellrinde des übrigen Protocerebrums zusammen, die sich in entfernteren Gegenden dieses Gebietes auflösen oder aus andern Gebieten in jene gelangen. So ziehen lange

Ganglienfortsätze aus der Rinde des Antennalganglions median vom Globulusstiel senkrecht dorsalwärts in die Subglobulargegend. Diese Fasern können das Zentralganglion auch durchsetzen. Es sollen die Einzelheiten bei der speziellen Beschreibung berücksichtigt werden.

Den grössten Teil des Deutocerebrums macht das innigst mit Proto- und Tritocerebrum verwachsene, jederseitige Antennalganglion aus. Es werden die Glomeruli in ihnen durch eine Zwischenlage getrennt, welche mit dem übrigen Hirne zusammenhängt und das ganze Ganglion wird durch eine mehrfache Ganglienzellage umhüllt, welche mit Proto- und Tritocerebrum Verbindungen eingeht. Mit Flögel (12) verhält er sich ablehnend bezüglich des Vorhandenseins von chromophilen Ganglienzellen früherer Autoren innerhalb des Antennalganglions. Er erkannte Einzelfasern im Ganglion die korbartig die Glomeruli umgreifen, ähnlich den Geruchsglomeruli der Neochordaten, und sich auflösen. Diese Fasern nimmt Kenyon für die Geruchsfasern der Antenne in Anspruch. Ausserdem kommen noch in Betracht die Tastfasern und jene fürs Gehör nach der Annahme Childs. Da jedoch Kenyon über andere Ursprünge im Antennalganglion nichts ermittelt hat, so ist er einstweilen geneigt zu der Annahme, dass auch die andern Ursprünge (für ihre zentrale Endigungen) irgendwie mit den Glomerulis in Beziehung zu bringen sind. Hierfür scheint ihm auch der Umstand zu sprechen, dass die Faserverbindung des Antennalganglions mit dem Zentralganglion in gleicher Weise erfolgt, wie mit dem Sehganglion und die „Sehganglion-Glomeruli“ nach ihm eine Ähnlichkeit mit den Antennalganglien aufweisen (?). Doch hat er auch Fasern gesehen (S. s. Fig. 1b) die periphere Fasern vom Antennalganglion aus in das Protocerebrum hineinsenden.

Obgleich der „innere motorische Nerv der Antenne“ seinen Ursprung im Tritocerebrum hat, geben seine Fasern Äste ab, die sich im Antennalganglion auflösen.

Gleich wie es schon Viallanes getan, unterscheidet auch Kenyon ausser dem Sehganglion, das die äussere und innere Markmasse in sich fasst, noch einen zentralen optischen Teil, den tubercule optique Viallanes', der oberhalb des Antennalganglion im Protocerebrum eine lateralste Lage einnimmt. Dieses Tuberkel soll nun bei der Biene in eine grössere innere und eine

sehr schmale äussere Masse zerfallen. In dies Tuberkel lösen sich Fasern aus der inneren Markmasse des Sehganglions auf, andere aber durchsetzen es und gelangen in das Protocerebrum, lagern unter dem Zentralganglion um so die untere Sehkommissur bildend auf die andere Seitenhälfte zu gelangen.

Es verbindet der vordere obere Opticus-Tractus, sowie der vordere hintere die beiderseitigen Opticalmassen unter einander, wobei aus ersterem Fasern auch in den gleichseitigen Globulus gelangen. Eine andere Verbindung mit den Globulis besorgt der hintere obere Opticus-Tractus und zwar mit dem der andern Seite und mit dem innern Teil des Globulus. Der hintere Opticus-Tractus verbindet das Sehganglion mit der zentralen Protocerebralmasse. Ebenso ist eine Verbindung lateralwärts vom vordern Stielast zwischen Sehganglion und vordere Protocerebronseite vorhanden.

Bereits Cuccati (7) fand bei der Dipteren Somomya feinere und gröbere Fasern in dem Ocellennerven und konnte dann erstere, nachdem sie in das Gehirn eingedrungen, an beiden Seiten des Protocerebrums nach unten verfolgen. Sie gelangen dann in die Schlundkommissuren und dann in die Subösophagealmasse. Anknüpfend an diesen Befund und denselben für Apis bestätigend, verfolgt Kenyon die dicken Fasern an die hintere mediane Seite des Syncerebrums. Während manche von ihnen hier zu beginnen scheinen, ziehen viele weiter ventralwärts, durchsetzen die subösophageale Ganglienmasse, indem sich der Bündel zuvor teilt, und gelangen sogar weiter in den Bauchmark. Vorher aber geben diese analwärts ziehenden Fasern Äste ab, die sich nach frontalwärts zu wenden und sich wahrscheinlich im Zentralganglion auflösen. Es steht dann dieses Ganglion möglicherweise auch mit dem Sehganglion des Komplexauges in Zusammenhang.

Parker (36) ist der erste, welcher über den Ursprung der Nervenfasern zur Sehschichte des Komplexauges berichtet und somit das ganze periphere Sehganglion von Astacus nach Behandlung mit neuern technischen Methoden (Golgi'sche und Methylenblaufärbung) beschreibt. Im peripheren Sehganglion beschreibt er drei Sehganglien. Ein der Sehschichte zunächst gelegenes äusserstes, von halbmondförmiger Gestalt, — welches weiter nichts ist als das in der Berger'schen Retina bei der

Libelle zur Konzentration gelangte, bei andern Tracheaten als solche vielfach fehlende, nach Berger dort aus äusserster Körner-, dann Mark- und innerster Ganglienschichte zusammengesetzte Gebilde (s. meine Fig. 27), — die von Berger und Bellonci (4) auch für Squilla beschrieben ward und worauf die äusserste Kreuzung folgt. Parkers zweites Ganglion ist Bergers äusserstes Marklager und ersterens drittes Ganglion letzterens innerstes Marklager. Die Ganglienzellage ist nach Parker mehr auf die vordere Seite an den Marklagern angehäuft, doch findet sich solche Anhäufung auch auf der hintern Seite des inneren Marklagers. Auf das innere Marklager folgt eine ansehnlichere Verdickung als die frühern waren, und welche sich dann in den langen „Sehnerven“, Nervus opticus Parkers, fortsetzt. Diese hinterste Verdickung ist, wie ich gleich bemerken möchte, ein Gebilde, das als solches den Tracheaten fehlt und von Berger bei den Thoracostracen auch für Squilla beschrieben und abgebildet ward (l. c. Fig. 32 G.). Es leidet wohl gar keinen Zweifel, dass diese Verdickung aus der lateralen Sehsphäre (tubercule optique Viallans') des Protocerebrums sich bei der Entfernung des Komplexauges der Thoracostracen vom Gehirne lostrennte, an dem Sehganglion haften blieb und der lange Parker'sche Sehnerv nur jene Fasern enthält, die die Sehsphäre mit Gehirnteilen derselben und der andern Hirnhälfte, sowie mit dem Bauchmarke verbindet.

Nach Parker gelangen nun bei Astacus die zentralwärts gerichteten Fortsätze aus der Sehschichte des Auges in sein erstes Ganglion, ohne vorher mit Ganglienzellen in Verbindung gestanden zu haben, und verästeln sich dort. In dieses Gebilde gelangen gekreuzte Fasern, Fortsätze von Ganglienzellen der Ganglienzelllage um die äussere Marklage herum (bloss von der vordern Seite) und lösen sich dort gleichfalls in ihre Endäste auf. Andere Fortsätze dieser Ganglienzellen begeben sich in das äussere Marklager, gekreuzt in der innern Kreuzung, sich dort jedesmal verästelnd. In diesem Marklager verästeln sich noch Fortsätze von Ganglienzellen um das innere Marklager herum, deren anderer Fortsatz entweder in dem inneren Marklager zur Verästelung gelangt oder als lange Faser sich in den Nervus opticus begibt. Es verästeln sich auch Fortsätze von Ganglienzellen um das vierte Ganglion herum in dem inneren Marklager.

Die andern Fortsätze von letzter Stelle verästeln sich entweder im zweiten Ganglion oder gelangen in den Nervus opticus.

Nach Parker würde somit keine einzige Nervenfaser in der Sehschichte aus einer Ganglienzelle des Rindenbelages stammen.

Indem im Allgemeinen unsere Kenntnis über das Gehirn der Tracheaten und Crustacen hier wiedergegeben ward, knüpfen meine eigenen Beobachtungen an diese an, indessen im Speziellen die Beobachtungen der Vorgänger noch berücksichtigt werden sollen.

Die Arachniden berühre ich nicht. Bezüglich der Nomenklatur schliesse ich mich im ganzen meinen Vorgängern an. Die Faserbündel aus den pilzhutförmigen Körpern bezeichne ich als ihre Stiele und möchte statt fächerförmiges Gebilde den Namen Zentralkern, statt pilzhutförmige Körper aber Bethes Globulus verwenden. Ich denke dies wird keiner Rechtfertigung bedürfen.

Niedere Zustände.

Die niedersten Zustände des Syncerebrums finden sich entsprechend der phyletischen Stellung der Onichophoren unter ihnen, wie dies aus Saint-Remys Befunden hervorgeht. Da mir kein schnittfähiges Material von Peripatus zur Verfügung stand, so hielt ich unter den Myriopoden Umschau und fand, wie dies ja vorauszusetzen war, unter den Chilopoden ursprünglichere Zustände als bei den Diplopoden. Ich beschränke mich hier auf die Beschreibung der Gehirne von Lithobius und Julus.

Bevor ich aber dies tun werde, will ich vorausschicken, was ich unter Proto-, Deuto- und Tritocerebrum verstehe. Proto- und Deutocerebrum fasse ich im Sinne Viallanes auf. Zum Tritocerebrum rechne ich das Gebiet des Labral-, Mandibel- und Maxillarnerven indessen nicht, sondern bezeichne ich diese drei letzteren als subösophagele Ganglienmasse.

Das breite und schmale Syncerebrum von Lithobius (Textfigur 2 A) ist nicht in zwei seitliche Ganglien abgegrenzt, wie dies für den Diplopoden Glomeris von Leydig dargestellt ward und die durch ein Kommissurenpaar miteinander zusammenhängen, sondern sind die beiden abgerundeten seitlichen Hälften

median durch eine breite gangliöse Brücke miteinander verbunden. Von jedem lateralen abgerundeten Ende dieses dorsalen Syncerebrumabschnittes, tritt von der ventralen Seite je ein Sehganglion, das sich in einen medialen dickeren und einen lateralen schmalern Knoten gliedert (sg), ab. Diese Gliederung hat Saint-Remy übersehen. Aus letzteren geht der Sehnerv (Fig. 2 sn) zur Gruppe der Becheraugen (an) und teilt sich dort, in der Augenzahl entsprechenden Bündeln.

Diesen dorsalen Teil des Syncerebrums, der somit mit den Sehganglien in direktem gangliösem Zusammenhange steht (Fig. 3 dl), wollen wir den Dorsallappen nennen. Unter ihm, mit seinen seitlichen Teilen jederseits eng verwachsen, befindet sich das jederseitige Antennalganglion (ag). Dabei ist das Syncerebrum im Kopfe so orientiert, dass der Dorsallappen (Fig. 3 dl) nach oben und etwas nach hinten von den Antennalganglien liegt und diese, sowie der Antennalnerv mit ihrer Längsachse, entsprechend der Lage der Antennen vor den Augengruppen, nach vorne und etwas nach aussen gerichtet ist. Es hat jedes Antennalganglion eine konische Gestalt und ist mit der Basis mit dem Dorsallappen verwachsen (Fig. 3). Ausserdem sind die beiden Antennalganglien nach hinten, an ihrer hinteren Basis durch eine, bereits durch Leydig für Glomeris beschriebene Kommissur, der Antennal.-Kommissura (Textfigur 2 A ac) verbunden, die von dorsalwärts fest dem Ösophagus aufliegt. Es ist die stomatogastrale Brücke St. Remys. Zwischen dieser Kommissur und dem Dorsallappen befindet sich somit eine Öffnung, die wie dies bereits Leydig für Glomeris angibt, von Muskelbündeln, besser von einem Muskelbündelpaar durchsetzt wird. Hinter dem jederseitigen Antennalganglion geht lateralwärts von dessen Basis je ein Nerv ab (n), der vielleicht mit dem des zweiten Antennalpaares der Crustaceen (Textfigur 1 n) verglichen werden könnte[1]) und bei Glomeris zum Kopf-Sinnesorgan (Tömösvary'schen Organ) an der Augengruppe herantritt.

[1]) Dieser Vergleich ist freilich nur nach der Lage der Nervenwurzel möglich. Wichtig ist es jedenfalls, dass der Nerv jenes Sinnesorganes, des sogenannten Tömösvary'schen Organes, aus dem nächsten Gebiet des Antennalganglions seinen Ursprung nimmt und nicht wie St. Remy angibt, aus dem Sehganglion. Dort wo der Nerv sich dem Sehganglion genähert hat, wie bei Glomeris nach den Abbildungen C. Hennings (18), wäre dieser Zustand möglicherweise auf sekundäre Lageveränderungen zu beziehen, wie

Diesen Nerven sah auch St. Remy, ohne seinen Verlauf verfolgt zu haben.

Die breiten, zum Teil gangliösen Schlundkommissuren (Textfigur 2 A pc) gelangen an der hinteren Verwachsungsstelle zwischen Antennalganglion und Dorsallappen an das Syncerebrum (Fig. 3 pc), der dorsale Teil in den Dorsallappen; ihre Längsfasern strahlen in den Dorsallappen (dl) aus, die ventralen (vb) in das Antennalganglion. Es bestehen beide Faserbündel aus Fasern, die von Ganglienzellen der Schlundkommissur und des Subösophagealganglions, aber auch der Bauchganglienknoten derselben und der anderen Seitenhälfte entspringen, sich somit die aus den Ganglien sich dort kreuzen und dann im Syncerebrum in dessen zentrales Nervennetz sich auflösen; zum Teil aber auch aus solchen Fasern, die in der Ganglienzellage des Syncerebrums entspringen. Diese lösen sich in das zentrale Nervennetz jener Ganglien auf. Es führt somit das Schlundkommissurenpaar zentripetal und zentrifugalleitende Fasern.

Die Ganglienzellrinde am Dorsallappen von Lithobius zeigt die für alle Tracheaten giltige Differenzierung und ist bereits der Globulus entfaltet, wie dies seit St. Remy bekannt ist. Der Globulus (punktiert auf der Textfigur) nimmt den hinteren Rand der jederseitigen Dorsallappenhälfte ein, greift darauf auch etwas auf die ventrale Seite, doch endigt er an der frontalen. Er besitzt somit eine grosse Ausdehnung und besteht aus kleinen Ganglienzellen, mit sehr intensiv tingierbaren Kernen. Es bilden, fest aneinandergelagert, diese Zellen eine mehrfache Lage und ist der Globulus, wo er an die übrige Zellrinde stösst, von dieser infolge seiner angegebenen histologischen Eigenschaft gut abgegrenzt (Fig. 1 pk). Zu innerst liegen ihm eine Reihe etwas grösserer Zellen an, die ihm aber angehören. Es sammelt sich aus jedem Globulus je ein ansehnliches Nervenbündel, sein Stiel (st). Jeder Stiel liegt bogenförmig gekrümmt fest unter der Ganglienzellage der vorderen Seite des Dorsallappens und zieht so bis an den medianen Teil

denn auch das Sinnesorgan bei Glomeris seine hufeisenförmige Form, wie Hennings nachgewiesen, durch Einstülpung aus einer runden Form, wie diese letztere Lithobius und Geophitus noch besitzen, erwarb. Ob es sich dann eventuell um ein umgeformtes, physiologisch sich anders verhaltendes Stück einer zweiten Antenne handelt, dafür wäre der Nachweis allerdings erst zu erbringen.

des Lappens. Hier liegen die beiden Stiele nebeneinander, biegen so nach ventralwärts und vorne, vereinigen sich zu einem Bündel und enden so unter der Ganglionzellrinde. Bis zu der Stelle, wo die beiden Bündel sich treffen, hat jedes von ihnen einen ganz eigenartigen Verlauf, indem es sich bald nach der Biegung in vier Schraubenwindungen legt. Ein Verhalten, das mir sonst nirgends begegnet ist und wohl eine physiologische Bedeutung hat.[1])

Zwischen den Globulis und der vorderen, beziehentlich ventralen Ganglionzellrinde befindet sich eine Markmasse (pk'), aus der nach medianwärts zu sich ein Faserbündel (fb) sammelt,

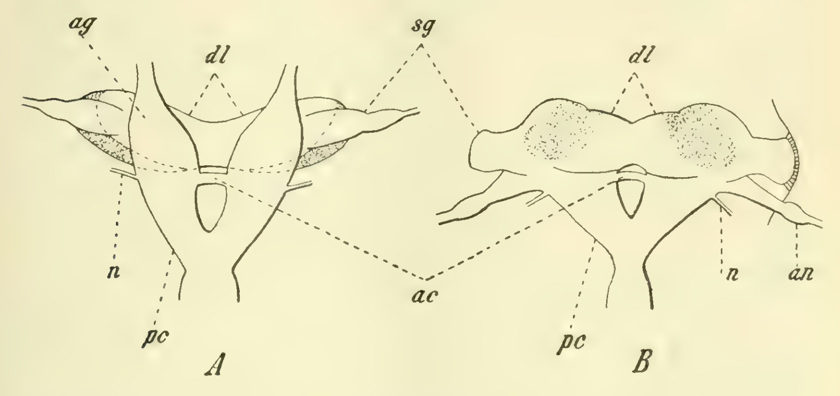


Fig. 2.

D. Syncerebrum samt den Schlundkommissuren *A* von Lithobius forficatus, L. von der ventralen Seite; *B* von Julus terrestris, L. von der dorsalen Seite; *dl* Dorsallappen. Die Lage der Globuli punktiert. *sg* Sehganglion; *ag* Antennalganglion; *an* Antennalnerv; *ac* Antennalkommissur; *n* Nerv der ursprünglich zweiten Antenne; *pc* Schlundkommissura.

der sich dann weiter medianwärts mit jenem der anderen Seite zu einer Querverbindung vereint. Jene Markmasse gehört noch zum Globulus, denn viele der anliegenden Zellen dieses senden Fortsätze in dieselbe. Die Querverbindung ist somit eine Kommissur zwischen den beiderseitigen Globulis, doch gelangen

[1]) Schraubenförmige Aufwindungen von Nervenfasern sind auch peripherwärts keine häufigen Erscheinungen. Es finden sich solche bekanntlich an manchen Gaudry'schen Körperchen; der Fortsatz einer sympathischen Ganglionzelle vollführt ähnliche Umwindung an einem andern Fortsatz. Dann kann eine zuvor markhaltige Nervenfaser, wie Dogiel berichtet (9 pag. 19), bevor sie an der motorischen Spindel der Muskelfaser endet, sich um diese zuvor aufrollen.

in die Markmassen auch Fasern aus dem dorsalen Bündel der Ösophagealkommissur (Fig. 3. vb). Somit steht der Globulus mit der vorderen Ganglienzellrindenlage des Dorsallappens, mit dem Globulus der anderen Seitenhälfte und mit subösophagealen Centren in Zusammenhang. Die Ganglienzellen der vorderen (frontalen) Rindenlage des Dorsallappens sind untereinander ziemlich gleich gross, die grössten liegen medianwärts. Jene der hintern Rindenlage sind kleiner, doch finden sich jederseits zwei bis drei grössere Ganglienzellen lateralwärts (z') und eine Gruppe etwas grösserer Zellen (z), die dem Globulus anliegen. Sie entsenden ihre Fortsätze in die Marklage jenes, womit ein Zusammenhang des Globulus auch mit der hintern Rindenlage erkannt ist. Etwas mehr nach ventralwärts an dem Dorsallappen, in der Gegend der Sehganglienspháre werden die Ganglienzellen immer seltener, bis sie dann zum Schlusse völlig fehlen (Fig. 2).

Das Sehganglion des Lithobius zeigt (Fig. 2) eine äussere, geringere (ag) und eine innere (ag') mächtigere, mit dem Dorsallappen innig, also gangliös verschmolzene Anschwellung. Die beiden Anschwellungen sind fest miteinander verwachsen. Aus der äusseren Anschwellung tritt der ganglienzellfreie Sehnerv (sn) ab, der dann, wie schon angegeben, unter der Augengruppe in der Augenzahl entsprechende Bündel zerfällt und jede Faser des Bündels bevor sie zu einer Retinazelle tritt, sich in eine spindelförmige Ganglienzelle verdickt. Die Ganglienzellenlage der beiden Ganglien ist eine kontinuierliche, vorne und dorsal mehrschichtige, hinten einschichtige. Am Dorsallappen geht diese Ganglienzellage kontinuierlich in jene des Lappens, beziehentlich des Antennalganglions über (gz). An der Stelle, wo die innere Sehganglionanschwellung an den Dorsallappen stösst, greift die Ganglienzelllage in die Markmasse ein und von hieraus konstruiert sich eine Querfaserung (c), welche sich auf die andere Hirnhälfte begibt.

Das texturelle Verhalten der Sehganglien ist wie Methylenblaufärbungen ergaben, folgendes: Aus der ganzen Sehganglienzellenlage entspringen Fortsätze, die einen, oder auch mehrere Netzfortsätze (Fig. 2, 3) in den Mark der inneren Ganglienanschwellung entsenden und die sich dort im zentralen Nervennetze auflösen. Sind die Rindenzellen weit peripherwärts gelegen, so werden diese Fasern zu Längsfasern des Faserbündels in der äusseren Anschwellung. Der periphere Ast des Hauptfortsatzes

gelangt als Axenzylinderfortsatz in den Sehnerven, geht dann in eine spindelförmige Ganglienzelle über, deren peripherer Fortsatz sich mit je einer Retinazelle verbindet.

Die Verbindung der beiderseitigen Sehcentren ist die folgende: Die Ganglienzellen der mediansten Lage der Sehrinde besitzen zweierlei Fortsätze. Die lateralen (1) lösen sich im zentralen Nervennetze der inneren Anschwellung des Sehganglions auf; die medialen, nachdem sie Netzfortsätze in das zentrale Nervennetz des Dorsallappens entsandt, gelangen durch die schon erwähnte Sehkommissur auf die andere Hirnhälfte und verästeln sich hier im zentralen Nervennetz, hauptsächlich in der inneren Anschwellung des Sehganglions.

Die beiden Dorsallappen werden untereinander durch Querfaserungen verbunden, die sich jedoch zu keiner kompakteren Kommissur sammeln, sondern aus Einzelbündeln bestehen.

Die Antennalganglien weisen bereits, wie schon bekannt, die bei den Tracheaten allgemein verbreiteten Glomerula olfactoria (Figg. 2, 3 gl) auf. Zu ihnen treten die peripheren Antennenfasern (an) und die Fortsätze der Ganglienzellen der Rindenlage (f). Sekundäre Gestaltungen erfuhr das Syncerebrum des Diplopodon Julus. Es zeigt sich bei ihm (Textfigur 2 B) ein gedrungeneres Verhalten am Dorsallappen (dl) und auch die Sehganglien (sg) erscheinen gedrungen und verkürzt; es findet sich kein konzentrierter Sehnerv, sondern von dem der Augengruppe (Fig. 5 au) fest anlagernden Sehganglion (sg) treten einzelne, ganz kurze Nervenbündel direkt je an ein Auge. An dem Sehganglion selbst ist ein äusserer (sg') und ein innerer Abschnitt (sg) zu unterscheiden. Letzterer geht kontinuierlich in den Dorsallappen über, indessen ersterer nur einen kleinen Teil des ganzen Ganglions bildet. Er besteht aus zwei Ganglienzell-Schichtenlagen, zwischen welchen Fasermasse liegt, welche von Nervenbündeln durchsetzt wird, die als solche noch eine Strecke in dem inneren Sehganglion verfolgbar sind. Das äussere und innere Sehganglion findet sich somit auch bei Julus und ebenso wie bei Lithobius sind die inneren Verhältnisse gestaltet.

Die Antenne von Julus erfuhr eine Wanderung von rostralwärts nach unten und hinten, wodurch es etwas unter die Augengruppe zu liegen kommt. Dementsprechend wandert auch das innig mit dem Dorsallappen verschmolzene Antennalganglion

(Fig. 5 ag) etwas nach hinten und tritt der Antennalnerv (Textfigur 2 B an) nicht mehr nach vorne, sondern nach lateralwärts von ihm ab. Es zeigt dieser Nerv in der Antennenbasis eine ganglöse Anschwellung. An gleicher Stelle wie bei Lithobius tritt der Nerv (n) zu dem Tömösvary'schen Organe ab. Eine vom Dorsallappen völlig getrennte Antennalkommissur (ac) findet sich auch bei Julus, wie denn bei den Myriopoden überhaupt (mit Ausnahme von Geophilus, nach St. Remy) und zwischen jenen Lappen und dieser Kommissur befindet sich jenes schon erwähnte Muskelbündelpaar (Fig. 3 m).

In den Dorsallappen kommt es auch zu einer Konzentration des Globulus. Es liegt dieser dann (Textfigur 2 B punktiert) auf jeder Seite ganz dorsalwärts, ist einheitlich und endet ventralwärts mit drei Vorsprüngen (Fig. 4), einem breiteren kaudalen (pk), einem lateralen (pk', St. Remys masse gangllionaire externe) und einem medianen (pk'', St. Remys m. g. interne), doch ist sonst sein Körper einheitlich. Aus dem hinteren und seitlichen Teil des Globulus treffen sich die Stiele medianst im Dorsallappen (st''), wobei es dort auch zur kommissuralen Verbindung zwischen den beiderseitigen Globulis gelangt (st'). Vom inneren Teil des Globulus (pk'') sammeln sich die Fasern, zuerst getrennt vom übrigen Stiel. Zwischen den beiderseitigen Stielen kommt es dann zu einer kommissuralen Verbindung (st''') und ziehen dann diese beiden Stiele (Fig. 5 st''') lateral vom einheitlichen Hauptstiel (st'') gelegen, mit diesem etwas nach hinten, vereinigen sich dann alle drei Stiele zu einem medianständigen, der nach vorne biegend, gleich wie bei Lithobius sich verhält.

Niedrige durchaus an Myriopoden erinnernde Zustände weist das Syncerebrum auch bei den Isopoden, wenigstens bei den Landasseln auf.

Leydig hat, wie weiter oben angeführt, das Gehirn von Porcellio und Oniscus beschrieben und abgebildet, doch sind seine Angaben und Abbildungen nur im allgemeinen richtig. Dies rührt wohl daher, weil er nach der damaligen Art seine Totalpräparate an Schnittserien nicht kontrolliert hatte. Nach meinen Untersuchungen besteht bei Porcellio (Textfigur 3) das Gehirn jederseits aus dem Dorsallappen (dl), der sich lateralwärts in das Sehganglion (sg) fortsetzt und welch letzteres seinerseits keine kompakten Augennerven wie etwa bei Lithobius, sondern der

Augenzahl entsprechende Zahl Einzelnervenbündel an die Augengruppe abgibt, wie dies bei Julus der Fall. Es herrschen somit bei Porcellio, und ähnlich ist es bei Oniscus, ähnliche Zustände vor, wie Berger für Artemia angibt, nur ist das Sehganglion ganz kurz und ohne einem verdünnten Stücke dem Dorsallappen angefügt (Textfigur 4 A). Strukturell zeigt das Sehganglion Ähnlichkeiten mit jenem des Branchiopoden insoferne, als einzelne Ganglienzellen, die Opticusfasern zum Ursprung dienen, in das Zentralnetz des Ganglion von der Zellrinde her einrückten.

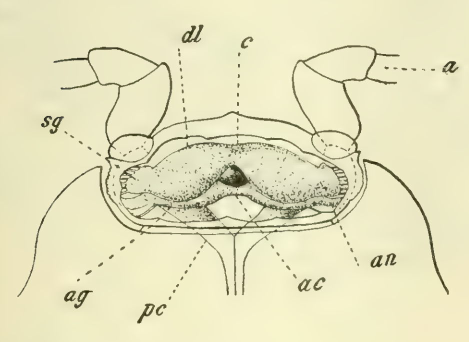


Fig. 3.

Kopf von Porcellio scaber von der dorsalen Seite geöffnet, um das Gehirn (punktiert) zu zeigen. *a* Antenne; *dl* Dorsallappen; *c* Verbindung zwischen diesen beiden Lappen; *sg* Sehganglion; *an* Antennalnerv; *ag* Antennalganglion; *ac* Antennalkommissur; *pc* Schlundkommissur.

Die beiden Dorsallappen sind untereinander durch ein dickeres Mittelstück (Textfig. 3 c) verbunden und lagert unter jedem ein quergestelltes Antennalganglion (ag); beide dieser sind untereinander, gleich wie bei den Myriopoden, durch eine von der Dorsallappenmasse getrennte Antennalkommissur (ac) verbunden. Zwischen dieser und den Dorsallappen bleibt somit gleich wie bei den Myriopoden eine Lücke, die gleich wie dort von jenem Muskelpaar eingenomme wird. (Textfigur 4 m).

Jede Hälfte des Dorsallappens ist ganz innig mit dem Antennalganglion verschmolzen (Textfigur 4) sowohl bei Porcellio als bei Oniscus und nicht durch die Vermittlung eines Zwischenganglions, wie dies Leydig angibt und abbildet.

Ein wesentlicher Unterschied den Myriopoden gegenüber liegt bezüglich der Dorsallappenstruktur darin, dass der breite und ausgedehnte Globulus ganz an die Hinterseite des Lappens verschoben ist und hier sogar das Antennalganglion berührt (Textfigur 4 A pk), lateralwärts und hinten sogar sich etwas auf das Augenganglion erstreckend (pk'). In dieser starken Nachrückwärtsverschiebung der Globuli liegt aber eine

Eigentümlichkeit der Branchiaten überhaupt und was selbst bei ihren höchsten Formen, den Decapoden bekanntlich zum Ausdruck gelangt.

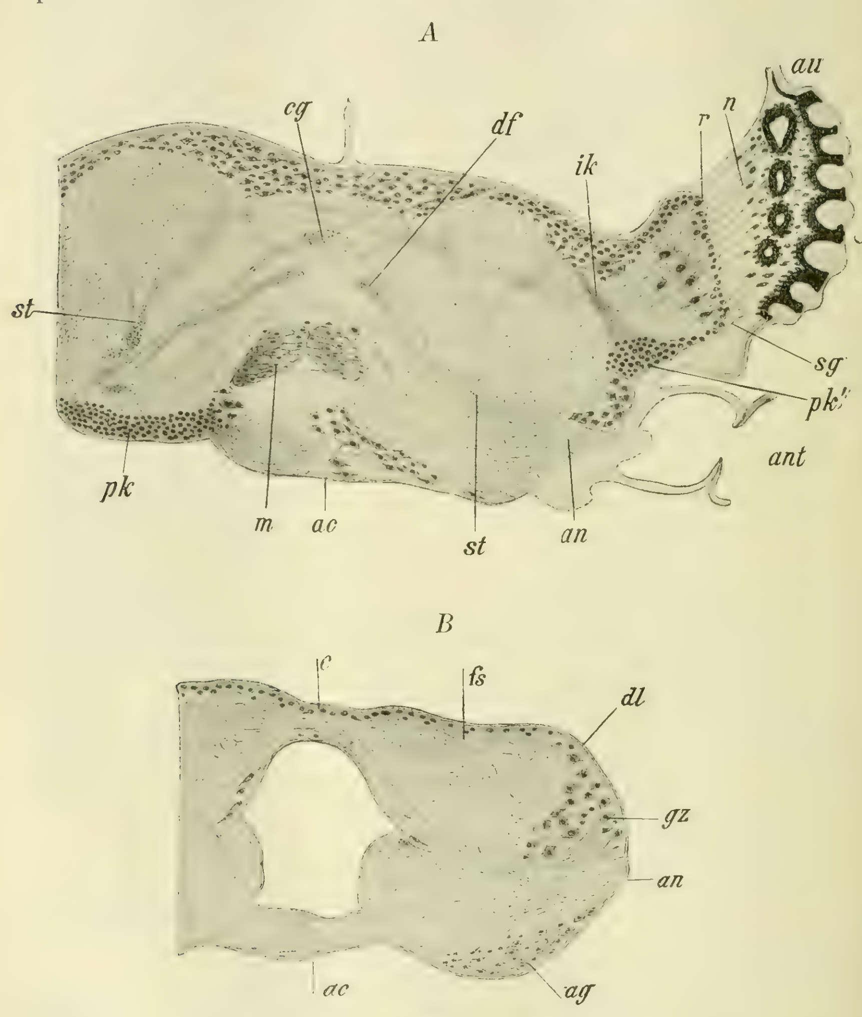


Fig. 4.

Zwei unter spitzem Winkel nach rostralwärts zu (also etwas nach ventral zu geneigte) geführte Schnitte durch das Hirn von Porcellio scaber. *A* weiter vor *B*; *au* Augengruppe; *n* Sehnerven; *sg* Sehganglion; *ant* Antenne; *an* Antennalnerv; *ac* Antennalkommissur; *ag* Antennalganglion; *m* Muskel; *dl* Dorsallappen; *pz* Globulus; *st* dessen Stiel; *cg* Zentralganglion; *df* Faserbündel aus dem Bauchstrang.

Der Stiel des jederseitigen Globulus (st) gabelt sich in zwei Bündel, die dann an die Ganglienzellage der vorderen unteren Seite des Dorsallappens herantreten. Ferner verbindet sich jeder Globulus durch einen Strang (df) mit dem Bauchmark. Auch sind Verbindungen zwischen den beiderseitigen Globulis vorhanden. Ein jederseitiges Faserbündel tritt medianwärts in den Dorsallappen an eine linsenförmige, feinpunktierte Masse (cg) heran, die als solches, d. h. als konzentriertes Gebilde, bei den Myriopoden noch nicht auftritt, doch bei Artemia durch Berger beschrieben ward und das Zentralganglion oder das fächerförmige Gebilde der Autoren ist.

Es wird die Grenze zwischen der jederseitigen Hälfte des Dorsallappens (Textfigur 4 dl) und dem Antennalganglion (ag) durch ein Bündelsystem markiert. Zum Teil sind dies Fasern für den Antennalnerven (an) zum Teil aber Fasern aus der lateralen Ganglienzellage des Dorsallappens (gz), die sich medianwärts kreuzend, sich auf die andere Seitenhälfte begeben.

Bemerken möchte ich noch, dass ich ausgesprochene Glomeruli im Antennalganglion nicht gefunden habe, es scheinen sich vielmehr solche bei diesen niederen Branchiaten noch gar nicht differenziert zu haben. Wo diese Differenzierung bei den Crustaceen beginnt, wird somit erst festzustellen sein.

Somit würde das Syncerebrum oder oberes Schlundganglion auch dieser niederen Formen sowohl der Tracheaten als der Branchiaten aus drei miteinander innig verwachsenen Gebieten bestehen, wie dies Viallanes (45) schon 1887 für die Arthropoden im allgemeinen feststellte. — Erstens aus einem dorsalen Teil, der die Sehsphäre und die Globuli in sich fasst, dem Protocerebrum, zweitens aus dem Antennengebiet oder Deutocerebrum und einem diesem sich von hinten anschliessenden Tritocerebrum (Fig. 3. T). Dieses letztere dürfte ursprünglich das Gebiet des zweiten Antennalnerven der Branchiopoden vorstellen, bei den Myriopoden jenes des Nerven des sogenannten Tömösvary'schen Organes (n).

Zum Schlusse wäre hier noch der Ursprung der jederseitigen Wurzel am sogenannten Frontalganglion aus dem der unpaare Darmnerv abgeht, zu erwähnen. Sowohl bei Lithobius und Geophilus als auch Porcellio entspringt jederseits jene Wurzel unter dem Antennalganglion und etwas vor dem Nerven des Tömös-

vary'schen Organes, also aus dem Tritocerebrum oder doch an der Grenze dieses und des Deutocerebrums, wie dies für die Myriopoden St. Remys, für Orthropteren Viallanes, für Chironomus- und Sialis-Larven N. Holmgren (19) beschrieben haben. Es wäre meine Beobachtung somit eine Bestätigung dieser Befunde Janet (23—24) gegenüber, der diese Wurzeln bei Myrmica und Vespa aus dem Protocerebrum abgehen lässt. Ausserdem tritt eine unpaare Wurzel, wie dieses St. Remy richtig beschrieben hat für die Myriopoden (an meinen Textfiguren weggelassen), aus der Antennalkommissur an das sogenannte Frontalganglion.

Höhere Zustände.

Unter den höheren Hexapoden dürfte das Gehirn von Blatta in mancher Beziehung als ursprüngliches gelten, wie denn überhaupt das Syncerebrum der Orthropteren noch manches Ursprüngliche aufweist. Andererseits weist aber die bereits hohe Entfaltung der Globuli, ihre jederseits paarige Differenzierung in zwei Abschnitte, den Coleopteren und Neuropteren gegenüber eine höhere Stufe an. Allein die hohe Entfaltung der Globuli erfolgte in jeder Abteilung unabhängig vom Stammbaum und somit polyphil.

Der erste, der über das Gehirn von Blatta ausführlicher berichtet, ist E. T. Newton (34). Seine Beschreibung ist im allgemeinen eine zutreffende. Darnach liegt einem jederseitigen dorsalen Hemisphärenteil ein Antennalganglion an und der untere gemeinschaftliche Abschnitt dieses ganzen oberen Schlundganglionteils setzt sich in die gangliöse Schlundkommissur fort, die ziemlich lang ist und im Subösophagealganglion endet. Dieser ist einheitlich und entsendet einen mandibularen, einen maxillaren und einen labialen Nerven. Aus der Schlundkommissur entspringt fest ober dem Labralnerven die Wurzel für das Frontalganglion.

Aus dem Hemisphärenteil des Supraösophagealganglions geht der „Sehnerv oder Ganglion“ ab und ober diesem, median von ihm, ein feiner Nerv an das innen von der Antenne und dem Komplexauge gelegenen Organ dem „white spot“. Ausser den Antennalnerven aus dem gleichnamigen Ganglion sah Newton unterhalb dieses Nervens noch zwei feinere Nerven abgehen und zwar einen median- und einen anderen lateralkaudalwärts vom Antennalnerven (from back part of antennary lobe). Der erstere

soll der Nerv des Antennalmuskels sein, des letzteren peripheres Gebiet blieb unbekannt.

Dorsal im Hemisphärenteil liegen in jedem der beiden Globuli je eine nach dorsalwärtsgekehrte, halbmondförmige Markmasse, die je in einen Markstiel sich fortsetzt. Der aus dem lateralen Globulus, der „Pedunkel" zieht medioventralwärts, um medianst ober der Antennalkommissur sich mit jenem der anderen Seite zu berühren. Der aus dem inneren (medialen) Globulus, der „Cauliculus", lagert innen vom „Pedunculus" und trifft in zum Schlusse unter spitzem Winkel ober der Vereinigung der beiden „Pedunculi" zur „Trabecula", die sie dann jederseits bilden helfen.

Wenn auch Newtons Querschnittsbilder sehr derb gehalten sind, so sind an ihnen die topographischen Verhältnisse sehr gut wiedergegeben. So hat Newton auch das Zentralganglion, sein Corpus central, topographisch richtig dargestellt. Auch hat er das neurogliale Netz zwischen den Ganglienzellen richtig erkannt. Angaben über das Stirnganglion und das Eingeweidenervensystem machte vier Jahre später M. Köstler (30), der den Ursprung der Wurzeln jenes Ganglions gleich Newton aus den Schlundkommissuren heraustreten sah. Auch gibt er eine Abbildung von dem oberen Schlundganglion von der dorsalen Seite (S. 5, Fig. 6), die aber völlig unzutreffend ist.

In der vier Jahre später erschienenen Schilderung des Eingeweidenervensystems gibt B. Hofer (20) gleichfalls eine Abbildung des ganzen Schlundringes der Blatta von der Seite, gleich wie Newton. Die beiden Bilder stimmen fast überein. Beide Autoren begingen den Fehler, das Syncerebrum im Kopfe zu weit nach oben zu verlegen. Hofer bestätigt den Ursprung der jederseitigen Stirnganglionwurzel aus der Schlundkommissur und beschreibt ausserdem auch eine Verbindung des ersten Darmganglions mit dem Syncerebrum.

Dietls (l. c.) Beschreibung bezieht sich zwar auf andere Orthropteren, auf Acheta und Gryllotalpa, doch mögen sie schon des Vergleiches halber hier referiert werden. Vor allem möchte ich hier hervorheben, dass nach den Abbildungen und Darstellungen Dietls bei diesen Orthropteren die Globuli nicht so mächtig entfaltet sind als bei Blatta und ist auch die Differenzierung in einen inneren und äusseren Abschnitt noch nicht genau durchgeführt. Entsprechend diesem Verhalten entspringt aus

dem jederseitigen Globulus nur ein Stiel, der sich nach Dietl bald darauf in zwei spaltet. Während dann der untere Ast oberhalb der Antennalganglien kolbig angeschwollen endigt, endet in gleicher Weise der obere Ast weiter oben an der frontalen Seite des Syncerebrums.

Aus einer der Dietl'schen Abbildungen (7a) geht deutlich hervor, dass das Sehganglion ganz kurz ist und die zum Komplexauge ziehenden Nerven folglich lang und voneinander getrennt sein müssen. Dieser Zustand, der von früheren Autoren für Blatta nicht angegeben wird, findet sich nach meinen Befunden jedoch auch bei ihr, warum dieser Zustand wohl den Orthropteren eigen sein wird.

Nach meinen eigenen Untersuchungen, die ich an Totalpräparaten angestellt und die Ergebnisse an Schnittserien (frontalen, horizontalen und sagittalen) überprüft habe, verhält sich der Schlundring folgendermaßen: Das Syncerebrum (Textfig. 5) hat eine ovale Gestalt und die dorsale Fläche des Protocerebrums (P) ist schön gewölbt. Mit der Höhenachse ist es beiläufig parallel orientiert zur Höhenachse des Kopfes; dabei liegt etwa in der Mitte der Kopflängsachse, zum Teil bedeckt von der Speicheldrüse (dr), über ihm die mächtige Kopfmuskulatur (m, m'). Die Schlundkommissur (oec) ist mit ihrer Längsachse schon etwas nach analwärts gerichtet und verbindet sich mit dem ersten Subösophagealganglion (sg^1), auf das dann sofort das zweite Subösophagealganglion (sg^2) folgt. Die Längsachse, welche über die beiden Subösophagealganglien geht, liegt horizontal im Kopfe. Die Wurzel zum Frontalganglion (fg), aus der Schlundkommissur kommend, legt sich dorsalwärts dem ersten Subösophagealganglion fest an.

Der unpaare Darmnerv hängt jederseits, wie aus Hofers Untersuchungen am besten bekannt, mit zwei Paar Darmganglien zusammen, von denen das erste Paar frontalwärts zwischen Pro- und Deutocerebrum mit dem Syncerebrum in Verbindung steht. Ich fand zwei solcher Wurzeln an jedem vorderen Darmganglion (A. g).

Die dorsale Oberfläche des Protocerebrums ist nicht ganz glatt (B), sondern es findet sich oben und etwas medianwärts an ihm eine kurze, sehr seichte, sagittal gerichtete Längsfurche (P), die genau die Grenze zwischen den beiden Hälften des

Globulus angibt. Dort, wo der Globulus medianwärts endet, ist der mediale Teil des Protocerebrum von jenem gut abgesetzt. Zwischen diesen beiderseitigen Teilen (v) befindet sich eine Längsfurche. Diesen medialen Teil des Protocerebrums möchte ich als Pars intercerebralis (Textfig. 5 A. v) bezeichnen.

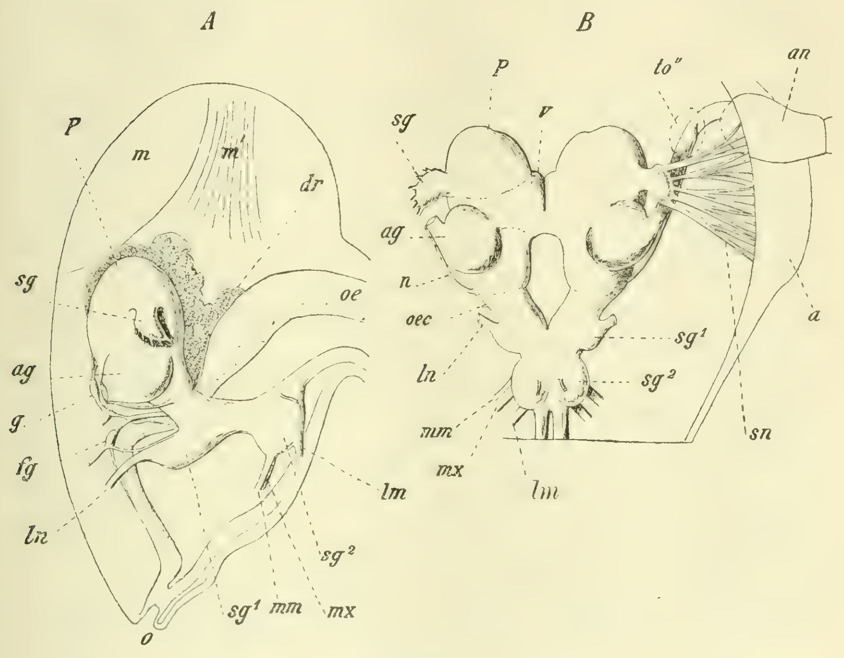


Fig. 5.

Syncerebrum von Blatta orientalis. *A* im Kopf belassen von der Seite *B* herauspräpariert von oben. *P* Protocerebrum; *sg* Sehganglion; *sn* Sehnerven; *a* Auge; *an* Antenne; *tö* Tömösvary'sches Organ; *n* dessen Nerv; *ag* Antennenganglion; *g* Darmganglion; *fg* Frontalganglion; *dr* Drüse; *oe* Ösophagus; *o* Mund; *m*, *m'* Muskeln; *oec* Schlundkommissur. Auf *B* oberhalb dieser Kommissur mit unterbrochener Linie die Grenze des Syncerebrums; sg^1 erstes, sg^2 zweites Subösophagealganglion; *ln* Labral-, *mn* Mandibular-, *mx* Maxillar- und *lm* Labial-Nerv.

Lateral liegt dem Procerebrum das kurzgestielte Sehganglion (Textfig. 5 sg) an, das mehrere Sehnervenbündel (sn) zum Komplexauge (a) entsendet. Es ist somit bei den Orthropteren ein kurzgestieltes kompaktes Sehganglion vorhanden, das weit vom Komplexauge entfernt liegt. Es ist

dies ein Zustand, der an jenen der Myriopoden erinnert.

Das schon gerundete Antennalganglion (ag) ist unten dem Protocerebrum fest angewachsen und es findet sich keine freie Antennalkommissur mehr wie in den niederen Zuständen, sondern ist dieselbe bereits in das Syncerebrum aufgenommen, wodurch die Verbindung des Deutocerebrums mit dem Procerebrum eine innigere ward.

Das Tritocerebrum, eng an das Deutocerebrum anschliessend, ist der Schlundkommissur gegenüber durch eine kleine Einkerbung medianwärts (Textfig. 5) begrenzt. Ausserdem ist es aber ausgezeichnet durch den Ursprung eines Nerven (n), der bald nach seinem Abgange sich dem Antennalnerven lateralwärts anschliesst und so mit ihm bis zu jenem ovalen hellen Flecke zieht, der innen von der Antennenwurzel, zwischen dieser und dem inneren Rande des Komplexauges gelegen, von Newton naturgetreu abgebildet (l. c. Fig. 1 ws) und als „white spot“ bezeichnet ward. Hier kreuzt der Nerv den Antennalnerven von oben um dies Organ zu erreichen. Dieser Nerv entspricht somit dem Nerven des Tömösvary'schen Organes der Myriopoden und in dem Organ von Blatta wäre somit das Homologon jenes Organes der Myriopoden zu erblicken.

Diese meine Angabe steht im Widerspruch mit jener von Newton, der den „White Spot-Nerven“ vom Protocerebrum, weit innen vom Sehganglion entspringen lässt. Wäre Newton im Rechte, so würde im „white spot“ am ehesten ein nach lateralwärts verschobenes Homologon eines Punkt- oder Scheitelauges zu erblicken sein, da wie wir bei der Biene sehen werden, die Nerven der Scheitelaugen aus der Pars intercerebralis entspringen. Eben darum trachtete ich darnach, Newtons Angabe zu kontrollieren an den Querschnittserien über das Blattasyncerebrum. Weder an diesen, noch an Totalpräparaten gelang es mir jedoch den Newton'schen Nerven zu finden und glaube somit an einen Beobachtungsfehler seinerseits.

Die Schlundkommissur, allseitig von Ganglienzellen umgeben, ist ganz kurz und geht allmählich in das erste Unterschlundganglion (sg^1) über, aus welchem der Labralnerv (ln) entspringt. Sowohl Newton als auch Hofer erwähnen das erste Suböso-

phagealganglion nicht, vielmehr rechnen sie das grosse Gebiet vom Antennalganglion an bis zum zweiten Subösophagealganglion zum Gebiet der Schlundkommissur. Es mag dieser Irrtum wohl dadurch entstanden sein, dass sie Längsschnitte über das Unterschlundgangliongebiet nicht untersuchten, und dass tatsächlich bei manchen Individuen das erste Schlundganglion geringer ist (Textfig. 5 B) wie bei anderen (A).

Das vordere Subösophagealganglion ist dem hinteren gegenüber gut abgesetzt, letzteres (sg^2) ist stärker, da auch mehr Nerven aus demselben abtreten; es sind das der Mandibular-, Maxillar- und Labialnerv (mn, mx, lm) und ein mehr dorsalwärts gelegener, dessen Verbreitungsbezirk auch Newton unbekannt blieb.

Die Pars intercerebralis anterior (Textfig. 6 A v) liegt zwischen den beiden Teilen des Protocerebrums und zieht von dorsal- nach ventralwärts. Sie geht lateralwärts in die jederseitige Pars cerebralis lateralis (v′) über, die sich wieder ihrerseits auf die ventrale Seite des Syncerebrums umschlägt (Textfig. 7). Es ist somit dieses Ganglienrindengebiet ein ringförmiger Überzug am Syncerebrum, in dem sich die grössten Ganglienzellen des Syncerebrums befinden. Sie geht kontinuierlich in den seitlichen (v″) wie ventralen (Textfig. 7) und dorsalen gangliösen Überzug des Protocerebrums über und die Bezeichnung wurde nur aus Zweckmässigkeitsgründen gewählt. Hinten geht sie überall in die Ganglienzellrindenlage des Antennalganlions (ag), mediodorsal und ventral in jenes des Tritocerebrums (T) über.

Der Globulus liegt als Kuppel dem Procerebrum auf, bestehend aus einer dicken Lage von sehr kleinen Ganglienzellen, sowie der darunter gelegenen Markmasse. Die beiden Globulihälften auf jeder Seite sind äusserlich durch eine dünne sagittal gerichtete Rinne (Textfig. 6) einander gegenüber begrenzt.

Die Markmassen der beiden Hälften bilden jede für sich, wie Newton treffend abbildet und schildert, je ein nach dorsal und etwas frontal zu mit der konkaven Seite gekehrtes, schalenförmiges Gebilde (Textfig. 6 B), das ventralwärts in den Globulusstiel sich fortsetzt. Es verhalten sich die Stiele nach meiner Beobachtung etwas anders wie dies Newton darstellt, im allgemeinen aber so, wie er es dargestellt hat. Gleich unter den beiden Markschalen findet sich am Stiel ein kugeliger Vorsprung

frontalwärts. Es ist dieser ein Teil des Stieles (Textfig. 6 B st'), der nur Fasern aus der einen Markmasse in die andere hinüberführt. Gleich darauf trennen sich aber die Stiele aus den beiden

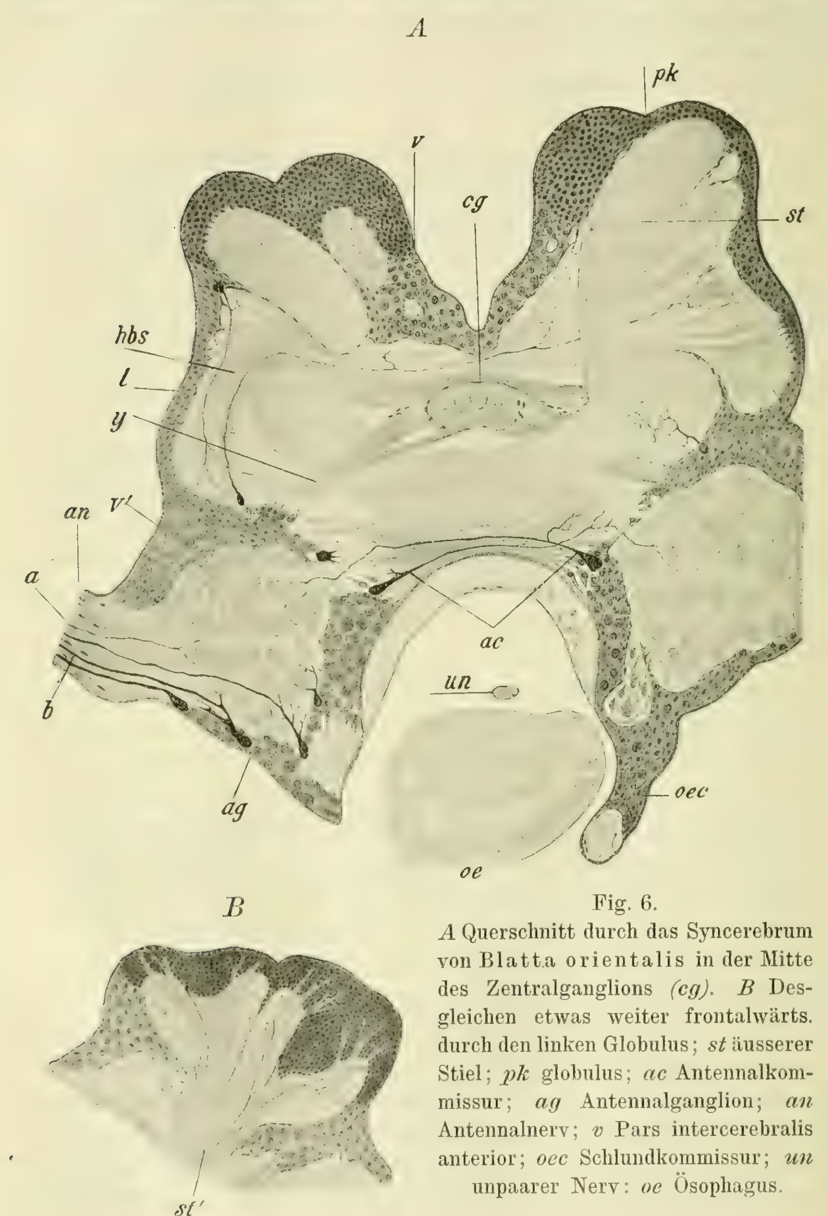


Fig. 6.

A Querschnitt durch das Syncerebrum von Blatta orientalis in der Mitte des Zentralganglions *(cg)*. *B* Desgleichen etwas weiter frontalwärts. durch den linken Globulus; *st* äusserer Stiel; *pk* globulus; *ac* Antennalkommissur; *ag* Antennalganglion; *an* Antennalnerv; *v* Pars intercerebralis anterior; *oec* Schlundkommissur; *un* unpaarer Nerv: *oe* Ösophagus.

Markschalen und kommt der der äusseren (Textfig. 6 A st, 7 st) hinter den der medianwärtigen (st') zu liegen. Ersterer ist Newtons Cauliculus, letzterer sein Pedunculus. Während dann der mediane Stiel fast senkrecht nach ventralwärts zieht, hält der laterale Stiel die Richtung nach unten und etwas vorne ein, so, dass zwischen beiden Stielen kommissurale Querfasern (Textfigur 7) zu liegen kommen. Ventralst, oberhalb der Antennalkommissur (Textfig. 6 A ac) sind die beiden äusseren Stiele durch ein Querstück miteinander verbunden und an der Stelle, wo der Stiel unter fast rechtem Winkel in das Querstück übergeht, befindet sich eine laterale Verdickung, die fest der Ganglienzellage zwischen Deuto- und Protocerebrum anliegt (Textfig. 7 A v''). Vor dieser Stelle vereinigt sich auch der innere Stiel mit dem äusseren (Textfig. 7). Es liegt dann auch weiter vorne frontalwärts das Querstück fest jener Zellenlage an und ebenso verhält es sich zum ventralen Teil der Pars intercerebralis anterior.

In der Mitte des Protocerebrums und dorsal vom Querstück der Globularstiele liegt das im Querschnitt oblonge und somit anders gestaltete Zentralganglion, als es Newton abbildet. Es berührt das Querstück nicht (Textfig. 6 A cg) und über ihm zieht das dorsale Kommissurensystem hinweg. Das Zentralganglion hat etwa die Form einer Bohne mit nach dorsal gekehrter gewölbter Seite.

Die beiden Hälften des Syncerebrums werden durch ein Kommissurensystem untereinander verbunden, wovon der eine Teil als Dorsalkommissur oberhalb des Zentralganglions (Textfig. 6 A) und die ventrale zusammen mit der Antennalkommissur (Textfig. 6 A cc) unterhalb der Querverbindung der Glomerulusstiele gelegen ist. Erstere strahlt vor dem medianen Stiel aus und zerfällt hier in eine obere (Textfig. 7 c) und untere (c') Hälfte. Ein anderer Teil liegt zwischen medianem und lateralem Stiel.

Der Antennalkommissur schliesst sich auch noch eine Partie von Querfasern an, die eben noch der protecebralen Ventralkommissur angehört, warum dieses ganze Querbündelsystem kürzer den Namen ventrale Kommissur führen soll. Lateralwärts trennen sich jene Bündel von den antennalen ab und bilden hier eine dorsale und ventrale Partie an der hinteren Seite des Syncerebrums (vc)

Die Sehganglien sind, wie schon erwähnt wurde, kurze, knopfförmige Gebilde, die durch einen dicken, kurzen Stiel dorsolateral mit dem Protocerebrum verwachsen sind (Textfig. 5). Dorsoventral abgeplattet (Textfig. 8 B) sind sie breit (A), hinten breiter wie vorne. Die von ihnen nach lateralwärts abgehenden fünf bis sieben Nerven (Textfig. 5 sn) sind anfangs kompakte Bündel, zerfallen jedoch sich dem Komplexauge nähernd, in

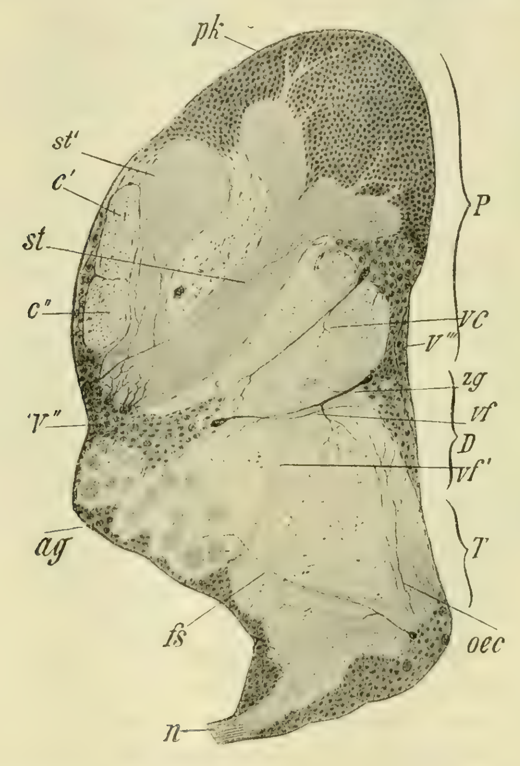


Fig. 7.

Sagittalschnitt durch das ganze Syncerebrum von Blatta orientalis. *P* Protocerebrum; *D* Deutocerebrum; *T* Tritocerebrum; *pk* Globulus; *st'* medianer, *st* lateraler Stiel desselben; *c'* obere, *c''* untere Hälfte der Dorsalkommissur; *v''*, *v'''* intercerebrale Ganglienzellage; *ag* Antennalganglion; *n* Nerv zum Tömösvary'schen Organ; *oec* Fasern aus der Schlundkommissur; *fs* Bündel aus dieser zum Antennalganglion; *vf* horizontaler Bündel zwischen Tri- und Deutocerebrum und Protocerebrum.

Einzelbündel, die dann untereinander divergierend an die Sehschichte herantreten.

Die Ganglienzellage des Syncerebrums setzt sich kontinuierlich als Rinde auf das Sehganglion fort (Textfig. 8) und erfährt auch beim Abgang der Sehnerven nur durch diese eine geringe Unterbrechung. Dort, wo das Sehganglion sich in den Stiel einschnürt, ist die Ganglienzellage am mächtigsten (A) und erstreckt sich als dünne Schicht (B z) zwischen dem äusseren (am) und inneren (im) Berger'sche Marklager. Ebenso gibt es eine dünne Lage lateralwärts an das äussere Marklager ab (A g), welche bei höheren Formen der Tracheaten das keilförmige Ganglion bildet.

Das äussere Marklager (am) ist schalenförmig mit nach medianwärts zu gerichtetem konvexem Rande. Es wird durch zahlreiche feine lateromedial ziehende Faserbündel durchzogen. Lateralwärts von ihm befindet sich eine Faserlage (A f), welche die äussere Kreuzung (B ak) der Sehnervenfasern darstellt und die Fortsetzung dieser sind eben jene Fasern in dem äusseren Marklager.

Das innere Marklager bildet im Sehganglion eine gleichfalls nach lateralwärts zu konvexe, medianwärts zu konkave Verdickung (A im), doch setzt es sich dann im Protocerebrum dorsalwärts als dünner Stiel der Verdickung noch eine Strecke weit fort (B im). Somit beschränkt sich das Sehganglion nicht auf die äusserlich als solche erscheinende Verdickung, sondern greift noch in das Syncerebrum hinein. Es ist somit dieser Zustand, verglichen mit jenem der Dipteren, Neuropteren, Coleopteren und Lepidopteren noch als ein primärer zu bezeichnen, doch schon ein sekundärer gegenüber jenen der Myriopoden und Isopoden, sowie der Branchiopoden. In den letzteren Fällen erkannten wir den ursprünglichen Zustand bei diesen niederen Branchiaten (Textfig. 4 A), wo die innere Kreuzung (ik) an der Grenze zwischen dem äusseren Sehganglion und und dem Protocerebrum liegt. Diese innere Kreuzung liegt nun bei Blatta zwischen äusserem und innerem Marklager (Textfig. 8 A, ik), und so gelangte das innere Marklager bei jenen Branchiaten ebensowenig zur Differenzierung, als bei den Myriopoden (Fig. 2, 5). Sein Bezirk liegt noch im Protocerebrum. In noch gleicher Lage, doch lateralwärts in das äusserliche Ganglion eingerückt und differenziert ist es nur bei Blatta. Sein endliches Schicksal bei den anderen Tracheaten ist das völlige Einrücken in das

Ganglion. Somit rückt hier ein ursprünglich zentraler Bezirk nach aussen und die Zentren des Sehganglions nähern sich immer mehr dem Komplexauge.

Bei den angeführten niederen Formen der Arthropoden gelangt es nicht zur Differenzierung eines äusseren Marklagers. Immerhin sind bei Lithobius diese zwei Gebiete äusserlich bezeichnet (Fig. 2) und bei Julus gelangte es zu einer Abgrenzung in dem lateralen Zellenüberzug des Sehganglions in eine äussere und innere Lage,

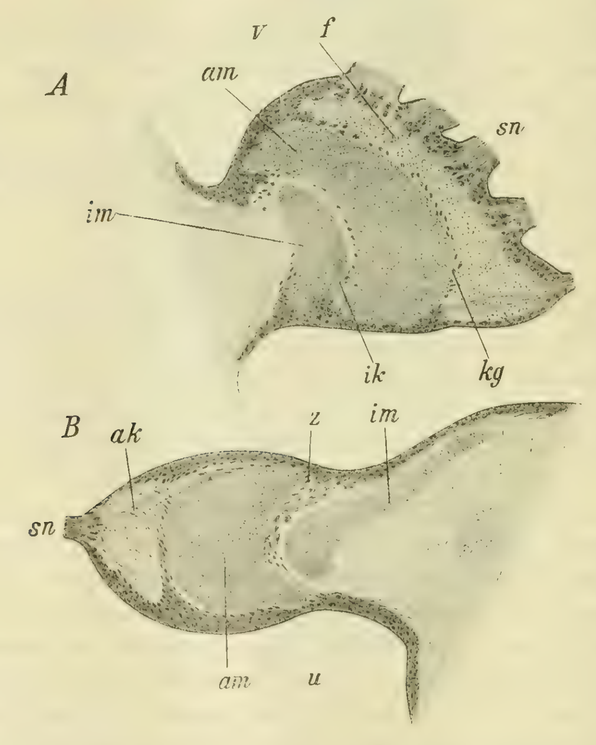


Fig. 8.

A Horizontaler, *B* dorsoventraler Schnitt durch das Sehganglion von Blatta orientalis; *v* vorne, *u* unten; *sn* Sehnerven; *ak* äussere, *ik* innere Kreuzung; *am* äusseres, *im* inneres Marklager.

zwischen denen offenbar die äussere Kreuzung liegt (Fig. 5). Sowohl bei den angeführten niedern Formen als auch bei Blatta befinden sich zwischen dem Sehganglion und dem Komplexauge, beziehentlich der Gruppe von becherförmigen Augen mehr weniger

lange Sehnervenbündel, deren einheitliches Zusammentun bei Lithobius wohl ein eigener Erwerb sein dürfte. Das Vorhandensein längerer Sehnervenbündel ist somit ein primäres Verhalten.

Dem Protocerebrum schliesst sich auch bei der Blatta ventralwärts das Antennalganglion an. Während indessen bei Lithobius das Protocerebrum über dem Deutocerebrum eine mehr kaudalwärtige Lage inne hatte (Fig. 3), ändert sich bei Julus diese Lage, indem das Protocerebrum eine völlig dorsale Stellung zum Antennalganglion einnimmt. Dies wurde durch die Nachuntervorsetzung der Antenne erreicht und diesen Zustand erwarben mit Blatta alle höheren Tracheaten.

Es setzt sich dort, wo die Verwachsung von Proto- und Deutocerebrum statt hat, die dorsale Ganglienzellage nicht ganz zwischen die beiden Teile fort, vielmehr befindet sich zwischen beiden eine durch Markmasse gebildete Lücke (Textfig. 6 A, 7), doch auch hier wird die Grenze durch ein horizontales Bündel (Textfig. 7 vf) einigermaßen markiert. Die Marklücke ist aber bei Blatta geringer als bei den Myriopoden, oder was ja dasselbe ist: das Antennalganglion hat sich mehr konzentriert. Sein Marklager (Textfig. 7 ag) birgt zahlreiche Glomeruli.

Nach hinten schliesst sich dem Deutocerebrum (D) das Tritocererebrum (T) an und in dieses löst sich das Längsfaserbündel der mit Ganglienzellrinde versehenen Schlundkommissur (oec) auf.

Es sind somit die drei Gebiete des Syncerebrums auch bei Blatta noch gut markiert. Es zeichnet sich das Tritocerebrum auch bei Blatta durch einen Nerven (n) aus, der ein besonderes Kopfsinnesorgan versorgt und das möglicherweise, wie schon erwähnt, von einem zweiten Antennenpaare abteilbar sein könnte. Diesen Nerven wollen wir den tritocerebralen nennen.

Anschliessend an Blatta mögen die Zustände bei Apis mellifica besprochen werden.

Die äussere Form des Bienengehirns ist seit Leydigs schönen Untersuchungen viel zu gut bekannt, um hier ausführlicher darauf einzugehen, ich will darum im Hinblick auf Blatta nur einiges bemerken. Drei Momente waren es, welche in die Weiterformung des Bienenhirns wesentlich eingriffen. Erstens hat eine besondere Vergrösserung der Globuli, insbesondere ihrer

Markmassen, stattgefunden, wodurch die Globuli, mehr Platz beanspruchend, sich der Quere des Gehirns nach ausdehnten und der laterale Globulus bis auf den Stiel des Sehganglions hinausgeschoben ward (Fig. 8).

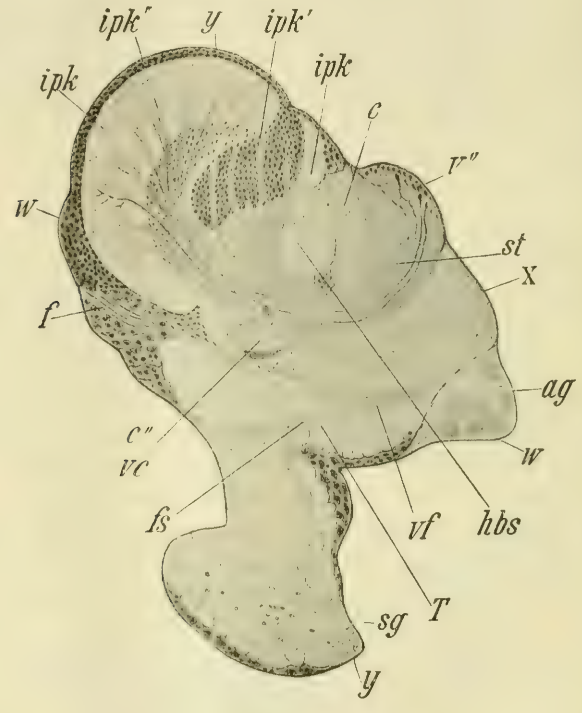


Fig. 9.

Eswas schräg sagittaler Schnitt durch den Schlundring von Apis mellifica, den inneren Globulus *(ipk)* und dessen Stiel *(st)* treffend. *ipk″* äusserer, *ipk′* eingeschobener Teil der Ganglienzellage des Globulus; *ipk* dessen Markmasse und *st* dessen Stiel; *c* die beiden Abschnitte des dorsalen Kommissurensystems; *x* Gebiet des ventralen Kommissurensystems; *ag* Antennalganglion; *vf* Bündel zwischen Deuto- und Tritocerebrum; *vc* ein Teil der Ventralkommissur. *T* Tritocerebrum; *sg* Subösophagealganglion; *f* Fasern zu den Scheitelaugen.

Es bilden nun die Globuli einen viel grösseren Teil des Protocerebrums wie ehedem (vergl. Textfig. 7 mit 9). Zweitens hat sich infolge der Vergrösserung des Komplexauges das Sehganglion enorm entwickelt mit allen seinen Bestandteilen (Fig. 8 sg) und drittens haben sich nicht nur die beiden Subösophageal-

Ganglienpaare zu einer einheitlichen Masse konzentriert, sondern es erfolgte auch eine sehr starke Verkürzung der Schlundkommissuren, wodurch das Subösophagealganglion mit dem Syncerebrum sich vereinigte. Dadurch wurde das Tritocerebrum (Textfig. 9 T) zwar nicht verdrängt, doch wesentlich eingeengt. Durch die hohe Entfaltung der Globuli und des Sehganglions werden auch andere Teile des Protocerebrums ohne Schmälerung des Antennalgebietes höher entfaltet. Proto- und Deutocerebrum bilden somit die Hauptmasse des Syncerebrums, indessen das Tritocerebrum in den Hintergrund tritt. Den Tritocerebralnerven erblicke ich in jenen Nerven neben dem Antennalganglion, der von Kenyon als innerster motorischer Antennalnerv bezeichnet ward (l. c. Taf. XX, am^1). Er ist sehr fein bei Biene und Wespe und verzweigt sich sofort nach seinem Abgange schon in dem gleichen Gebiete, wo bei Blatta das Kopforgan gelegen hatte. Er gelangt somit nach meinem Befund nicht in die Antenne.

Es liegen die beiden Globuli auf jeder Seite so, dass ihre Markmassen sich nicht berühren wie bei Blatta, vielmehr liegt zwischen ihnen immer eine Zellage ihrer Ganglienzellschichte. (Fig. 7, 8, 11, 12, 16). Die Markschalen sind grösser und auch tiefer geworden wie bei Blatta, sie haben, wie wir es weiter unten sehen werden, auch histologisch eine Vervollkommnung gegenüber jenen erfahren. Dabei reicht der innere Globulus weiter nach hinten als der äussere, und wölbt infolge seiner Grösse die dorsale Oberfläche des Syncerebrums weiter vor (Fig. 7, 8, 11, 12).

Infolge der starken Vergrösserung der Schale falten sich ihre Ränder. Vorne hat die Schale nur eine verhältnismässig enge Öffnung (Fig. 7, 8, 16), und obgleich infolge der Faltung der obere Rand der Schale sich dem untern stellenweise stark nähert (Textfig. 9), so berührt er den unteren Schalenrand doch nicht. Ausgefüllt wird die Schale von der Ganglienzellage.

Eine viel höhere Entfaltung wie bei der Biene erfahren jedoch die Markschalen bei Vespa crabro, wie dies bereits Viallanes erkannte. Ihre Ränder legen sich hier nicht nur in viele geringere Falten, sondern es erfahren die Schalenwände auch vielfache lobuläre Auftreibungen (Textfig. 10) und gelangt

es auch, wie wir weiter unten noch sehen werden, zu einer strukturellen Differenzierung in der Schalenwand, es hebt sich eine hellere Marklage von einer dunkleren Kernzone deutlich ab. Die hellere Marklage besteht fast ausschliesslich aus Neuroglia, die durch Faserbündel aus der Ganglienschichte in die Kernlage der Markschale durchsetzt wird. Diese letztere aber besteht aus einem feinsten Nervennetze und feineren Nervenbündeln. Es nehmen dann bei der Hornisse die stark vergrösserten beiden Globuli jeder Seite, die voneinander weniger abgesetzt sind wie bei der Honigbiene, den grössten Teil des medianen Syncerebrums ein.

Aus jedem Globulus sammelt sich je ein Stiel, doch vereinigen sich die beiden Stiele auf jeder Seite bald darauf (Fig. 16 links). Es zieht dann jederseits der einheitliche Stiel ventromedianwärts (st) und frontalwärts zu; sie liegen anfangs noch auseinander, berühren sich aber frontalwärts in der Gegend (Fig. 11 st) des Zentralganglions und stossen nachher hier ihre Enden an die frontale Seite des Syncerebrums (Fig. 12 st). Jeder Stiel beschreibt einen nach dorsalwärts zu konkaven Bogen (Textfig. 9 st). Dort wo die Stiele an die Frontalwand stossen, endigen sie kolbenförmig und buchten die frontale Wand (v) hügelförmig auf. Es ist somit die Querverbindung weniger umfangreich wie bei Blatta und die kolbigen Enden stehen nicht lateralwärts, sondern sind frontalwärts zu gerichtet.

Innerhalb der Stiele gelangt es zu einer viel höheren Differenzierung wie bei Blatta. Die Fasern aus der Markmasse sammeln sich zu einem dicken Bündel, der sich zum grössten Teil in den Stiel begibt (Fig. 16 links) Anfangs noch einheitlich, zerfällt das Bündel allmählich (Fig. 7 b) in drei bis vier Portionen an der Stelle, wo die beiden Stiele sich vereinigt haben (Fig 8 b). Durch einen Umstand, der im nächsten Kapitel ausführlicher dargestellt werden soll, wurden diese Bündel wieder völlig diffus und bilden dann mit der früheren Markmasse um die Bündel (Fig. 7, 8, 16 m) eine einheitliche Markmasse (Fig. 11), die nur durch besonders starke Neurogliasepten durchsetzt wird. Zwischen den beiden Stielen der beiden Seiten liegt im hinteren Abschnitt des Syncerebrums, frontalwärts bis in die Antennalgegend reichend, das Zentralganglion, das einen höheren Grad der Differenzierung aufweist. wie bei Blatta. Es besteht

nämlich aus einer unteren dunkleren Markmasse, welche von einer helleren von oben kuppelförmig zugedeckt wird (Fig. 7, 8 cg). In der unteren Markmasse gelangt es zu einer stellenweisen Diffenzierung von Bündelchen: zwischen den beiden Markmassen lagern kleine Ganglienzellen (Fig. 14 cg) und stellenweise finden sich solche auch am unteren Rande der dunkleren Markmasse. Das ganze Zentralganglion wird von einer vielfach durchbrochenen, aus dem Neuroglianetze durch Verdichtung entstandenen Hülle umgeben, die besonders dorsalwärts mächtig ist. Lateral- und ventralwärts wird diese Hülle durch die in das Ganglion eintretenden Nervenbündel unterbrochen. Dorsal und ventral vom Zentralganglion befindet sich das dorsale und ventrale Kommissurensystem (Fig. 8 und Textfig. 9 vc, c). Letzteres ist die Vereinigung des ventralen Kommissurensystems mit der Antennalkommissur.

Hinter der Stelle, wo die beiderseitigen Stiele der Globuli sich berühren, hört sowohl das dorsale als auch das ventrale Kommissurensystem auf und die Stelle des dorsalen wird von einem Bogenfasersystem eingenommen, das nirgends kommissural auf die andere Hirnhälfte übergreift. Wir unterscheiden an ihm eine vordere (Fig. 11 vbs) und eine hintere Hälfte (Fig. 12). Erstere liegt an der Stelle, wo die beiden Stiele sich berühren.

Die Pars intercerebralis anterior wird vorne, wo das mediane Scheitelauge dem Gehirne aufliegt (Fig. 7, 8, 11, 12), nur von einer geringen Lage von grossen Ganglienzellen gebildet, da offenbar das Gros in die Rinde der Globuli aufgenommen ward. So auch bei der Hornisse (Textfig. 10). Erst weiter nach hinten zu gewinnt dieser Hinterteil an Mächtigkeit und besteht hier dann (Fig. 15 v) aus medianen kleineren und lateralen grösseren Zellen, deren Lage sich lateralwärts unter die Marklage des inneren Globulus (ipk) einschiebt. Noch weiter nach hinten finden sich auch medianwärts einige grössere Ganglienzellen und von diesen aus entspringen dann (Textfig. 9 f) sehr breite Nervenfasern, die sich in intercerebraler Lage gruppierend, (Fig. 15, 16 ff) nach vorne ziehen, stets neue Fasern aufnehmend. Diese Fasern ziehen in die Höhe und je ein Bündel (Textfig. 11 n) von ihnen begibt sich zu einem lateralen Scheitelauge, zwei — je eines von jedem Seitenbündel — mediane

Bündel aber vereinigen sich zu einem grösseren Bündel, das zum medialen Scheitelauge gelangt.

Unter den Augen verästelt sich jede Faser und die Endäste stehen mit je einer peripheren, bipolaren Ganglienzelle in Verbindung, deren peripherer Fortsatz in der bekannten Weise je eine Sehzelle versorgt.

Wie weiter oben angeführt wurde, haben diese Fasern Cuccati bei Somomya und Kenyon bei der Biene gesehen und letzterer ihren Verlauf auf Chromsilberpräparaten ausführlicher verfolgt. Kenyon sah zwar von den dicken Fasern der

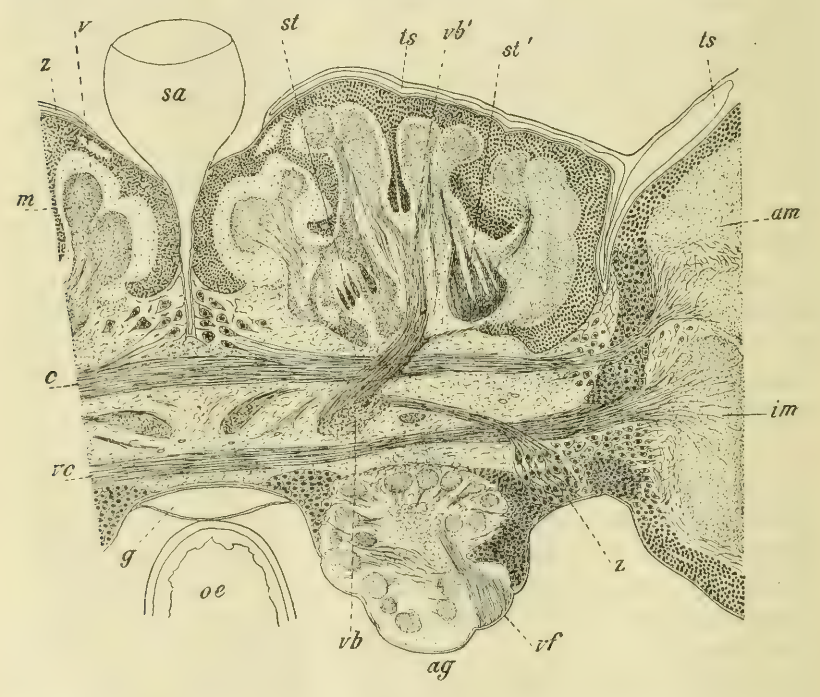


Fig. 10.

Von hinten und oben nach unten und vorne geführter Schnitt (in der Richtung *w*, *w'* auf Textfig. 9) durch das Syncerebrum von Vespa crabro (nach einem Methylenpräparat). *sa* medianes Scheitelauge; *ts* Trachealsinus; *g* Gefäss; *oe* Ösophagus; *am* äusserer, *im* inneres Marklager des Sehganglions; *ag* Antennalganglion; *st* Stiele der beiden Globulushälften; *c* dorsales, *vc* ventrales Kommissurensystem.

Scheitelaugen einige in dieser Gegend aufhören und vermutet auch hier einen eventuellen Ursprung, den er jedoch nicht fest-

stellen konnte. Die meisten Fasern aber ziehen weiter nach unten und indem sie sich in je eine der Schlundkommissuren begeben, gelangen sie weit in die unteren Schlundganglien, ja sogar in die Bauchstränge hinein. Auch geben diese Fasern Äste ab in die Nachbarschaft. Diese Beobachtung kann ich bestätigen und dahin ergänzen, dass jene Ganglienzellen, aus denen die breiten Fasern der Scheitelaugen entstehen, noch einen hinteren Fortsatz besitzen, der in das Bauchmark gelangt. Dass Kenyon den Zusammenhang mit der Ganglienzelle nicht sah, kann ich mir nur so erklären, dass dieselbe auf den Schnitten nicht getroffen war, beziehentlich auf dem folgenden Schnitte, dann abgegrenzt, haften blieb. Trotz ihrer Grösse stehen diese Zellen doch nicht im Verhältnis zu den weit breiteren Nervenfasern.

Ausserdem hat Kenyon noch feine Nervenfasern zu den Scheitelaugen verfolgt, die sich dann dort verzweigten. Ursprung und Ende konnte nicht ermittelt werden. Ich habe diese Fasern nicht gesehen, doch will ich ihr Vorhandensein darum nicht in Abrede stellen. Sie würden gewiss nicht die Sehzellen innervieren, sondern am ehesten der Nachbarschaft der Scheitelaugen angehören.

Den zweiten Teil des Protocerebrums bilden die beiden mächtigen Sehganglien der beiden Komplexaugen.

Es sind diese Ganglien hohe (Fig. 8), frontoanal zusammengedrückte (Fig. 9, 13, 17) Gebilde, welche kurz und hochgestielt mit dem übrigen Protocerebrum zusammenhängen.

Wie Berger schon beschrieben, besteht das äusserliche Sehganglion aus einem äussern kleinern und einem grössern innern Teil und die Ganglienzellage setzt sich, freilich sehr reduziert, auch auf den äussern Teil fort, diesen auch unter dem Auge überziehend (Fig. 9, 10, 13, 17 gs). Erst von hier aus tritt eine kurze Nervenfaserschichte (sn), Bergers Nervenbündelschichte der Retina, an das Auge. Verglichen mit den Zuständen bei Blatta und auch den aufgeführten niedern Formen, würde diese Schichte aber den Sehnerven jener entsprechen. Es liegen die Bündel hier fest beisammen (sn), doch zeigt es sich immerhin, dass es sich doch um keine einheitliche Lage handelt, sondern dass auch hier der Sehnerv in einzelne Bündel zerfällt (Fig. 8, 10 sn), zwischen denen vielfach Tracheenäste liegen. In die

äussere Anschwellung des Sehganglions gelangt (fl), sind die Bündel von einander nicht mehr abgegrenzt. Bezüglich dieser Stelle widersprechen meine Beobachtungen den Angaben Bergers, der in dieser Stelle seine „Molekularschichte der Retina“ erblickt und es auch so darstellt. Denn sowohl an Formol- als auch an Methylenpräparaten ist deutlich zu sehen, dass es sich hier um ein von lateral nach medianwärts, also horizontal ziehendes Nervenfasersystem handelt, wie ich es bildlich dargestellt habe. An

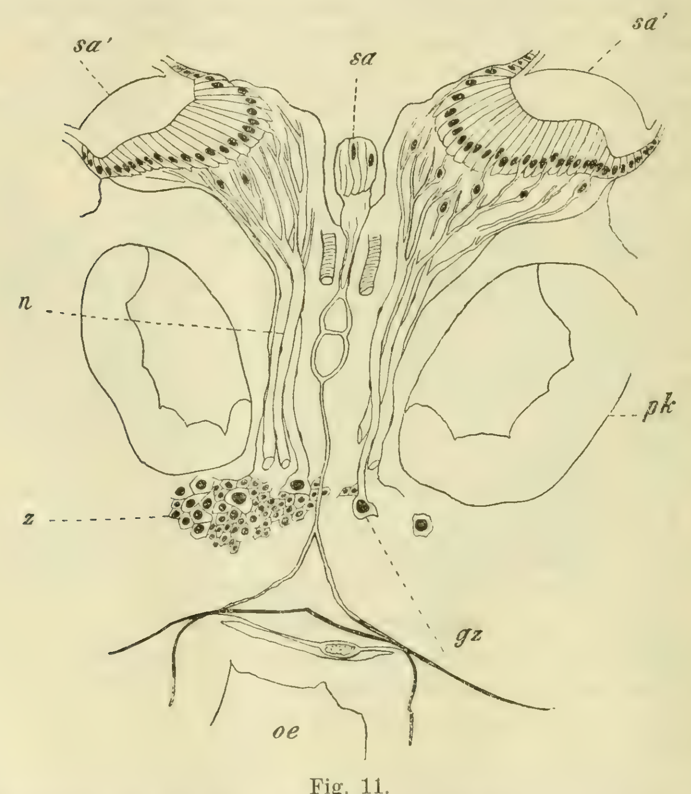


Fig. 11.
Frontalschnitt durch die beiden seitlichen Scheitelaugen (*sa'*) und der Wurzel des medianen Scheitelauges (sa) von Apis. *oe* Ösophagus.

der Stelle nun, wo die Ganglienzellrinde sich plötzlich verdickt, durchkreuzen sich diese Fasern, wodurch eben Bergers äussere Kreuzung (ak) entsteht. Dort, wo die Kreuzung lateralwärts beginnt, befindet sich eine einschichtige Zellenlage (y), die, wie Berger richtig gesehen, aus Ganglienzellen besteht. Auf die

äussere Kreuzung folgt das äussere Marklager (am), das am ehesten mit einer konvex-konkaven Scheibe vergleichbar ist, deren konkave Fläche medianwärts zugekehrt ist. Es wölbt sich auch äusserlich hinten und unten vor, welche Vorwölbung auch an Totalpräparaten auffällt.

Zwischen der äussern Kreuzung und dem äussern Marklager befindet sich das bekannte „keilförmige Ganglion“, in Wirklichkeit wie bei Blatta eine Ganglienzellage an der äussern Seite des Marklagers (kg).

Das äussere Marklager zeigt die schon von Berger erkannte Differenzierung in eine laterale und eine mediale Hälfte, wobei diese beiden von einander durch eine helle Faserlage (Fig. 10. m) getrennt sind. Diese Differenzierung war bei Blatta noch nicht aufgetreten.

Nach innen vom äussern Marklager befindet sich das innere Marklager (im), das den Stiel des Sehganglions bildet. Es ist durchaus einheitlich. Auch die innere Seite des äussern Marklagers wird von einer Ganglienzellschichte wie bei Blatta überzogen, die wie dort mit der Ganglienzellrinde in ununterbrochenem Zusammenhange steht. Es grenzt diese Zellage nicht direkt an das innere Marklager, sondern zwischen beiden befindet sich ein Fasersystem, Bergers innere Kreuzung (ik).

Verglichen mit den diesbezüglichen Zuständen der Blatta, hat sich das innere Marklager der Biene mehr dem Sehganglion zu konzentriert und ist aus dem Protocerebrum ganz in dies hineingezogen worden.

Die beiderseitigen Sehganglien stehen ausser andern Hirnteilen, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, auch mit einander in Verbindung durch Querfasern, deren eine Hälfte in der dorsalen, die andere aber in der ventralen Kommissur des Syncerebrums (Fig. 9) gelegen ist.

Vorne und ventralwärts liegt jederseits dem Protocerebrum mit ihm fest verwachsen das Antennalganglion an. Sowohl bei der Biene (Fig. 15), als auch bei Vespa (Textfig. 10) überzieht nicht wie bei Blatta die Ganglienzellrinde allseitig das Ganglion bis an die Nervenwurzel, dies geschiet vielmehr nur an der lateralen Seite; sonst liegen diese äussern Glomeruli direkt der Nervenhülle an (ag). Dadurch sind die die Nervenhülle oft vorbuchtenden Glomeruli schon äusserlich sichtbar, wie dies Leydig schon dargestellt hat.

Die Glomeruli gruppieren sich peripher so, dass das innere des Ganglions vor ihnen frei bleibt (Fig. 15 rechts).

Oberhalb jedes Antennalganglions, unter den ventralen Kommissurensystem, befindet sich ein Gebiet (Fig. 15, Fig. 13, 17 x), das noch dem Protocerebrum zuzuzählen wäre, wie aus Sagittalschnitten hervorgeht (Textfig. 9 x), denn verglichen mit den einfachern Zuständen von Blatta (Textfig. 7) liegt dieses Gebiet ober jenem Fasersystem (Textfig. 9 v), welches bei Blatta deutlich die Grenze angibt (Textfigur 7 v). Dieses subkommissurale Protocerebralgebiet wird frontalwärts bei Apis und Vespa von keiner Ganglienzellrinde überzogen (Fig. 13, 17 und Textfigur 9 x).

Das untere Schlundganglion ist bei den Hymenopteren u. A. so innig mit dem Syncerebrum verbunden, dass eine kurze Angabe der topographischen Verhältnisse geboten erscheint. Es liegt jederseits hinter dem Antennalganglion, dem Rest des Tritocerebrums (Textfig. 8) fest angewachsen. Hierüber belehren uns Sagittalschnitte, da auf Querschnitten das Gebiet des Tritocerebrums sich nicht feststellen lässt.

Die Grenze zwischen dem ersten und zweiten Subösophagealganglion ist äusserlich verwischt, beide Ganglien sind zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, die sich nach hinten zu verdickt (Textfig. 9). Die Ganglienzellenlage beschränkt sich in der vordern Gegend auf die ventrale und die lateralen Seiten, indes die dorsale Seite dieser Umhüllung entbehrt. Es bildet nun die Zellenlage in der Gegend des Labialnerven (Fig. 11) in der angegebenen Weise einen breiten kontinuierlichen Überzug (sg.), indessen zwischen diesem Gebiet und jenem des Mandibularnerven (Fig. 12) lateralwärts die Ganglienzellage unterbrochen ist. In dem Gebiete des Mandibular-, Maxillar- und der andern Nerven (Fig. 7, 8) ist die Zellage wieder jene kontinuierliche. Auf diese Weise bezeichnet das Aufhören der Ganglienzellage zwischen den beiden Gebieten doch noch jene Grenze, wo die beiden Ganglien einstens durch Kommissuren verbunden waren.

Indem ich die topographischen Beziehungen im Bienengehirne nun verlasse, möchte ich einen Blick auf diese Zustände bei den andern Abteilungen der Tracheaten, auf jene der Dipteren, Neuropteren, Coleopteren und Lepidopteren werfen.

Dadurch, dass bei allen diesen Tracheaten im Protocerebrum die Globuli bekanntlich einen sehr niedrigen Zustand wahren, gelangt die seitliche Hälfte des Protocerebrums nur zu geringer Entfaltung, zur geringsten bei den Pseudoneuropteren, worauf die Dipteren, Lepidopteren und Coleopteren folgen würden. Bei den Neuropteren, Dipteren und Lepidopteren erfolgt noch keine Differenzierung in der Ganglienzellage und die jederseits einheitlichen Stiele, hier nur Faserbündel, gehen aus einer gleichmässigen Zellage ab, wie Berger dies für Musca richtig darstellt (l. c. Fig. 24). Bei den Coleopteren scheinen verschiedene Zustände zu bestehen. So finde ich bei Procrustes coriaceus die Ganglienzellage der Globuli, ähnlich wie bei Pseudoneuropteren und Dipteren von der übrigen Zellage noch nicht verschieden, indessen sich schon jederseits zwei Stiele, auch hier nur Bündel, vorfinden, also gegenüber jenen Zuständen schon eine weitere Differenzierung. Gleiche Zustände finden sich auch bei Cetonien. Anders bei Dytiscus, denn wie schon Berger richtig angibt und abbildet (l. c. Fig. 18), hat sich hier der Globulus nicht nur jederseits in zwei Teile differenziert, sondern es unterscheiden sich auch die Ganglienzellen der Globuli als kleine, intensiv tingierbare Elemente deutlich von der sie umgebenden Zellage des Protocerebrums. Es ist aber zwischen diesem Zustand und jenem von Blatta noch ein weiter Weg, denn bei den Coleopteren gelangt es noch nicht zu einer Marklage im Globulus. Aber selbst die Zustände, wie sie andere Orthropteren, wie etwa die Acridier und Grylliden aufweisen, und die einen niedereren Grad wie Blatta darstellen, stehen noch über den höchsten Zuständen der Coleopteren. Gleichwie bei Pseudoneuropteren und Dipteren finden sich niederste Zustände bei Lepidopteren. Andererseits ist bei allen Formen die Pars intercerebralis anterior so mächtig entfaltet wie irgendwo, was u. A. zum Teil mit dem Auftreten von Punktaugen beim Imago oder wenigstens bei der Larve zusammenhängen mag. Doch wird dies auch noch durch andere Faktoren bestimmt. Es ist eben dies Gebiet des Protocerebrums jenes des primären Oberschlundganglions und der Sitz der Intelligenz, das je nach Umständen sich höher entfaltet und damit die Globuli zur Differenzierung kommen lässt.

Ein Zentralganglion kommt, wie dies bereits Berger feststellte, überall vor.

Mit der hohen Entfaltung des Komplexauges bei Dipteren und Neuropteren gelangt das Sehganglion zu besonderer Mächtigkeit, dem gegenüber das Zurückbleiben der Intelligenzsphäre sehr kontrastiert (Fig. 27). Es findet dies seine Erklärung wohl darin, dass eine hohe Entfaltung des Komplexauges dem Tiere nicht nur viel Schutz gewährt, sondern auch dienlich bei der Suche nach Nahrung ist.

Bezüglich des Sehganglions zeigen sich verschiedene Zustände der Entfaltung, selbst in derselben Abteilung. Was zunächst die Pseudoneuropteren betrifft, wo freilich die Zustände erst bei den Libelluliden aufgedeckt sind, zeigen sich zwei etwas divergente Zustände.

Das ganze Cerebrum ist bekanntlich sehr gestreckt bei den Libellen, was von der Kopfformung bedingt ward, und das Sehganglion ist jederseits ein mächtig keilförmiges Gebilde, mehr gestreckt nach lateralwärts zu bei Gomphus (Fig. 27), als bei Calopteryx. Die innere Hälfte des Sehganglions wird bei der ersten Form lateralwärts gebildet durch das äussere Marklager (am), das wie bei der Biene und überall nur aus einer äusseren und einer inneren dunkleren und einer mittleren Lage besteht, auf die nach innen das innere Marklager (im) folgt. Zwischen beiden liegt der Faserkomplex der inneren Kreuzung. Die äussere Hälfte des Sehganglions wird durch das keilförmige Ganglion (kg), der äusseren Kreuzung (ak), einem halbmondförmigen Gebilde (α—β) und einer darauffolgenden helleren Lage (p—z) eingenommen.

Die Ganglienzellage um das Ganglion herum verdickt sich in der Gegend des keilförmigen Ganglions besonders stark bei Gomphus, weniger stark bei Colopteryx, wo denn die Zellage überhaupt weniger mächtig ist und ventralwärts um den ventralen Rand des äussern Marklagers sogar fehlt. Die äussere Kreuzung ist gestreckter bei Gomphus. Die hierauffolgende halbmondförmige Masse besteht aus einer inneren Längsfaserlage (α) und einer äusseren dichtgedrängten Zellage (b). Hierauf folgt die helle Lage bis zur Sehschichte. Erstere besteht wieder aus nach aussen gerichteten nervösen Faserbündeln, denen medianwärts eine Lage nicht dichtgestellter Zellen (p) einlagert. Durch-

zogen wird die ganze helle Lage durch ein neurogliales Netz, das sich am Auge besonders verdichtet (e) und ein schwarzbraunes Pigment ihr anlagert. Bei Calopteryx bildet die innere dichte und die äussere Zellage eine durchaus einheitliche Zelllage, die beinahe bis zur Sehschichte reicht und damit die äusserste Faserlage ungemein eingeengt wird.

Berger beschreibt und bildet einen Frontalschnitt durch das Gehirn und dem Komplexauge einer Libellenlarve, von welcher, wird aber nicht angegeben, und aus dieser Abbildung (l. c. Fig. 7) wie auch aus der Beschreibung geht hervor, dass sich jener halbmondförmige Körper lateralwärts von der äusseren Kreuzung noch weiter vom keilförmigen Ganglion entfernt hat, als bei Gomphus. Von ihm aus aber legen sich die Nervenfasern zu ansehnlichen und verhältnismässig sehr langen Bündeln zusammen, die dann ins Komplexauge treten. Jenen halbmondförmigen Körper und die davon auswärts liegende Lage rechnet Berger zur Retina und beobachtet folgende Schichtlagen an ersterem. Eine äussere Körnerschichte, eine mittlere Markschichte und eine innere Ganglienzellschichte.

Von der inneren Ganglienzellschichte ist weder beim Gomphus, noch bei dem Calopteryx — Imago etwas zu sehen und es ist darum wohl anzunehmen, dass diese Ganglienzellschichte noch während der Metamorphose peripherwärts in die Körnerschichte wandert. Es ist aber bei dem Imago auch eine Verkürzung der äussern Lage in Bergers Retina und eine ähnliche in der äusseren Kreuzungslage zu vermerken, welche Verkürzungen bei Calopteryx viel bedeutender sind wie bei Gomphus.

Bergers molekuläre Lage soll weiter unten noch besprochen werden; ich finde sie nämlich nicht in dieser Strukturform, sondern als Längsfaserlage.

Schon Berger hatte gesehen, dass in der inneren Markmasse Differenzierungen eintraten. Ich sehe da drei innere Längslagen von Ganglienzellen (Fig. 27 im).

Bei den Musciden sind zwei verschiedene Zustände am Sehganglion, der eine bezieht sich auf Eristalis (tenax), der andere auf Musca (vomitoria).

Bei Eristalis findet sich je ein sehr grosses, jedoch nicht langgestreckt, sondern mehr kugelrundes Sehganglion. (Textfig. 12).

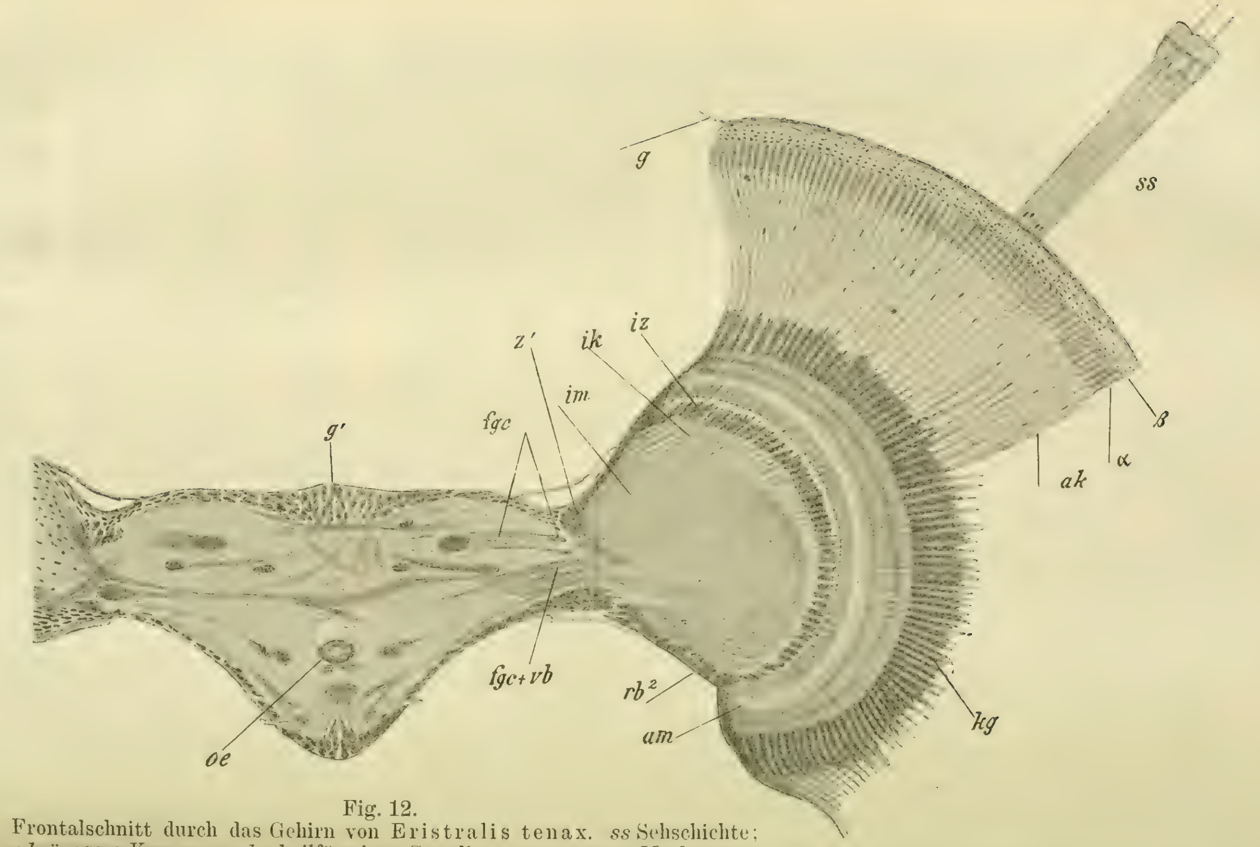


Fig. 12.
Frontalschnitt durch das Gehirn von Eristralis tenax. *ss* Sehschichte; *ak* äussere Kreuzung; *kg* keilförmiges Ganglion; *am* äussere Markmasse; *iz* Zwischenschichte; *ik* innere Kreuzung; *im* innere Markmasse; *oe* Ösophagus.

das an Mächtigkeit gleich wie bei den Libellen das übrige Gehirn übertrifft. Letzteres ist ebenso wenig wie bei den Libellen durch eine dorsale Längsfurche in zwei seitliche Hälften abgegrenzt, vielmehr ist hier medianwärts eine ununterbrochene Zellage (g), vorhanden und nur eine frontalwärtige Furche bezeugt noch die paarigen Hälften. Nur eine geringe Einschnürung findet sich zwischen dem Hirn und dem Sehganglion.

Unterhalb der Sehschichte (ss) lagert eine schüttere Zellenlage (β), worauf eine etwas breitere Faserschichte folgt (α). Beide zusammen werden dem halbmondförmigen Körper der Libellen entsprechen, noch diese äusserste Fasernlage in sich fassend. Es würden somit diese beiden Schichten der inneren Retinalage Bergers entsprechen, die Sehschichte als äussere gedacht. Hierauf folgt eine sehr breite Zone (ak), welche der äusseren Kreuzung entspricht, in der jedoch die Kreuzung der Fasern auf Schnitten wegen dem geringen Kreuzungswinkel, mögen sie auch nach jedweder Richtung geführt sein, nicht zum Ausdruck gelangt.

In dieser Schichte befinden sich aber auch weit auseinander liegende Ganglienzellen, welche auf die Ganglienzellschichte in der Retina der Libellenlarve zu beziehen sind. Das ganze schmale, schalenförmige äussere Marklager (am) wird lateralwärts überzogen von einer sehr breiten Zellenlage, welche Nervenbündel in gleichmässigen Abständen durchsetzen. Diese mächtige Zellage, die überall mit der auffallend dünnen Ganglienzellschichte um das Ganglion zusammenhängt, kann nur mit dem sogenannten keilförmigen Ganglion verglichen werden, dessen vergrössertes Homologon es eben ist. Da nun auch die Zellage am hinteren Rande der äusseren Marklage (iz) eine besondere Mächtigkeit aufweist, so ist es klar, dass diese beiden mächtigen Entfaltungen die geringe Mächtigkeit der Ganglienzell-Rindenlage um das ganze Ganglion herum ersetzen.

In dem äusseren Marklager lassen sich die bereits bei andern Formen erwähnten drei Lagen unterscheiden, ausserdem lassen sich aber noch in dem vordersten Abschnitt zwei Reihen erkennen. Es sind dies Querschnitte von Längsfasern, die ja überall das äussere Marklager durchziehen und sind auf die zum Teil hierher versetzte Kreuzung von Fasern

aus der äusseren Kreuzung zurückzuführen. Entsprechend der hinter dem äusseren Marklager gelegenen Zellage (iz), ist auch die innere Kreuzung (ik), wie dies die Darstellung eines Horizontalschnittes durch Berger (l. c. Fig. 21) zeigt, mächtig entfaltet. An dem inneren Marklager konnte ich keine Differenzierung erkennen.

Nachdem bei Musca hinter der Sehschichte ähnliche Zustände wie bei Eristalis bestehen, sammeln sich die Längsfasern in übereinander lagernde Bündeln (Textfig. 13 nbs), in denen eine Kreuzung zu erkennen ist. An das grosse fast runde Sehganglion gelangt, durchsetzen diese Bündel, in kleinere Bündel zerfallend, eine Zellage, die mit der Ganglienzell-Rindenlage (rb) kontinuierlich

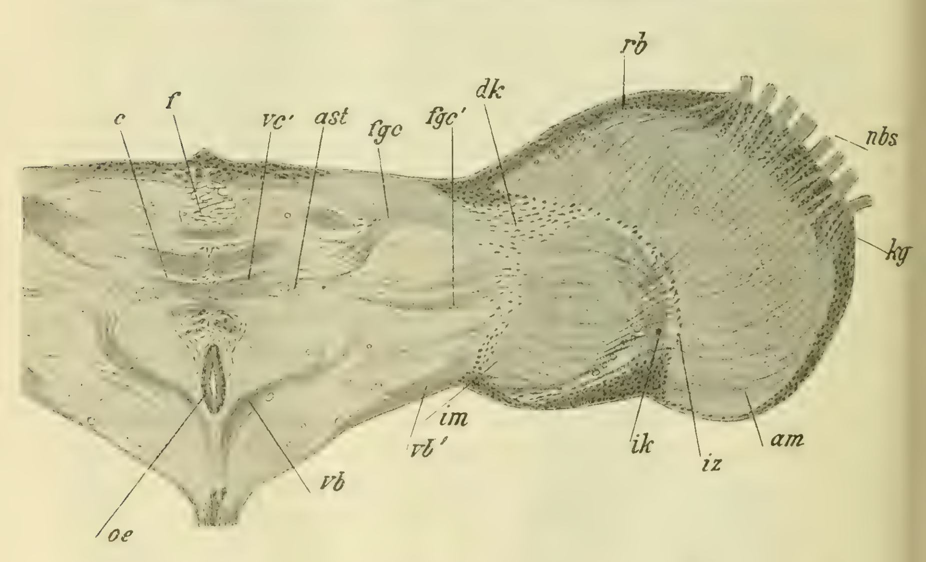


Fig. 13.
Frontalschnitt durch das Gehirn von Musca vomitoria. *nbs* Seh-Nervenbündel. *kg* keilförmiges Ganglion. *am* äusseres, *im* inneres Marklager. *ik* innere Kreuzung. *c* dorsale, *vc* ventrale Kommissur. *oe* Ösophagus. Nerven für die Punktaugen.

zusammenhängt und nur als das Homologon des keilförmigen Ganglions gedeutet werden kann (kg). Wie überall zerfallen sie in geringe Bündel oder auch vielfach Einzelfasern, die dann das mächtige äussere Marklager (am) durchziehen. Die Ganglienzellage hinter dieser (iz) ist nicht bedeutend, ebenso nicht die innere Kreuzung (ik). Entsprechend diesen Verhältnissen ist die

Ganglienzell - Rindenlage ansehnlich, ventralwärts unter dem äusseren Marklager etwas geringer.

Das innere Marklager (im), welches ventralwärts das Ganglion etwas vorwölbt, ist nicht sonderlich gross im Verhältnis zum äusseren.

Werfen wir nun einen Blick auf das übrige Gehirn, so zeigt sich sowohl bei den untersuchten Dipteren, als auch den Pseudoneuropteren ein völliges Verschmelzen von Syncerebrum und unterem Schlundganglion und starkes Zurücktreten des Tritocerebrums, das als ein interkalares Gebiet mit dem Schwund seines Nerven seine Rolle ziemlich ausgespielt zu haben scheint. So ist es auch bei den Coleopteren. Aber auch das Antennalganglion spielt bei den Pseudoneuropteren eine geringe Rolle, indessen bei Dipteren, vielmehr bei Coleopteren und Lepidopteren ihr eine höhere Rolle mit der Antenne erhalten bleibt.

Bezüglich des Sehganglions der Coleopteren stimmen meine Beobachtungen mit denen Anderer darin überein, dass aus dem Sehganglion peripherst zu dem Komplexauge die Nervenfasern in Bündeln abtreten, die dann unter der Sehschichte zuvor schon in kleinere Bündel zerfallend, wie Berger es für Cetonia und Dytiscus (l. c Figg. 14, 15) und Leydig für Dytiscus (l. c. Taf. IX, Fig. 1) es abbilden. Dann aber folgt im Ganglion selbst ein halbmondförmiger Körper, gleich wie bei den Libellen, und dann die äussere Kreuzung. Es gelangte hier somit ein eigenartiges Verhalten zur Entfaltung. Die Ganglienzellschichte vor dem halbmondförmigen Körper setzt sich auf die Ganglienzellrinde des Sehganglions fort. Hinter der äusseren liegt das keilförmige Ganglion und dann das äussere Marklager. Bei grosser Streckung des Sehganglions, wie bei Carabiden (Carabus, Procrustes) ist dieses Lager von ovoider Form gleich dem kleineren inneren Marklager. Es liegen dann beide Marklager weit auseinander, da die innere Kreuzung lang ist und besteht dann das Ganglion auch äusserlich aus einer grösseren lateralen und kleineren medianen, ovoiden Verdickung, die oben durch ein schmaleres Stück zusammenhängen. Bei Cetonia und Dytiscus ist äusserlich das Sehganglion in Folge der Form der beiden Marklager einheitlich. In allen Fällen aber hängt das Sehganglion durch ein dünnes Stück mit dem Protocerebrum zusammen. Dieses Stück

ist nicht viel dünner als die innere Anschwellung des Sehganglions bei Carabiden und wird sein dicker Nervenbündelinhalt durch mächtige Ganglienrinde umhüllt. Bei Dytiscus und auch Cetonia soll nun nach Berger dieses verbindende Stück keine Ganglienzellrinde besitzen und darum bezeichnet er es als „Nervus opticus“. Ich muss diese Bezeichnung für jenes Verbindungsstück zurückweisen und zwar wegen dem Verhalten bei Carabiden, dann aber auch wegen der eventuellen Homologosierung dieses Stückes mit jenem unrichtig gleichbenannten Verbindungsstück des Sehganglions mit dem Protocerebrum bei Thoracostraken. Nach übereinstimmenden Angaben der Autoren, so u. a. Bergers für Squilla und Parkers für Astacus, enthält die innere Anschwellung des langgestielten Sehganglions ausser den beiden Marklagern noch einen inneren dritten Zuschuss, den ich aber aus leicht begreiflichen Gründen noch dem medianen Teile des Protocerebrums beizählen muss.

Übrigens geht Berger durchaus nicht von einheitlichem Gesichtspunkte aus bei der Anwendung der Bezeichnung Nervus opticus, da er ja bei Locusta die Einschnürung zwischen der äusseren Verdickung des Sehganglions, die mit dem inneren Ende des äusseren Marklagers endigt und auch nach seinen Angaben die innere Kreuzung ist, auch als Nervus opticus bezeichnet. Doch liegt ja das innere Marklager noch weiter nach innen davon.

Bei Lepidopteren verfüge ich nicht über eigene Erfahrung; Leydig und Berger berichten aber über das Sehganglion dieser. Es sind hier die Elemente des halbmondförmigen Körpers fest an der Sehschichte gruppiert, wie etwa bei Musciden, worauf dann Nervenfaserbündeln folgen. Diese sind kurz und nicht zu Bündeln gruppiert bei Pieris (Berger), doch zu grösseren Bündeln aufgelöst bei Acherontia (Leydig). Hierauf folgen die äussere Kreuzung, keilförmiges Ganglion und ein sehr grosses schalenförmiges Marklager mit hoher Differenzierung, dann die innere Kreuzung und ein kleines inneres Marklager. Es bildet das Sehganglion äusserlich eine einheitliche Verdickung. Indem ich in diesem Abschnitt die topographischen Beziehungen im Syncerebrum vorausgeschickt, möge im nächsten Abschnitt die Struktur besprochen werden.

Strukturelle Zustände.

Um den Zusammenhang besser zu wahren, möge hier gleich mit den Verhältnissen des Sehganglions begonnen werden.

Die Sehschichte wird nach innen zu von einer dünnen Membran begrenzt, welche sich an den Seiten auf das Komplexauge umschlägt und dann oben in jene des angrenzenden Epithels übergeht. Sie ist oft pigmentiert wie u. a. bei den Libellen. An den Seiten des Komplexauges spaltet sie sich und die innere Lamelle wird zur äusseren Neurogliahülle des Sehganglions. Diese Membran weist Zellkerne auf (Fig. 23 a), ist für den Durchtritt der Nervenfasern (j) in die Sehschichte vielfach durchlöchert und sendet Fortsätze nach innen in das Sehganglion, die dann mit der Neuroglia (c, c′) dortselbst zusammenhängen. Es bildet die Neuroglia ein weites Netz mit eingestreuten Kernen, welches in dieser Form bis zum keilförmigen Ganglion reicht und hier sowohl, als auch in der Ganglienzellenrinde des Sehganglions kontinuierlich in die Neuroglia der Ganglienzell-Lage sich fortsetzt. Es ist dieses Netz engmaschiger in der äussersten, der Sehschichte zunächst liegenden Lage bei Musciden (Textfig. 12 β) und bildet dort oft auch breitere Netzwände (Fig. 23 c′). Zwischen ihren Maschenräumen lagern Ganglienzellen in nicht zu dichter Lage bei den Musciden. Bei den Libellen liegt hier am neuroglialen Netz Pigment (Fig. 27 e) wahrscheinlich in mesodermalen Pigmentzellen an. Auf diese äusserste Lage folgt eine zweite bei Musciden (Textfig. 12 α), welche durch parallel nebeneinander lagernde, nach aussen zu gerichtete, breite Nervenfasern (Fig. 23 g) ausgezeichnet ist. Hier bildet die Neuroglia weite lange Maschen bei Eristalis und umscheidet förmlich die breiten Nervenfasern. Dabei sind bei dieser Form die Zellkerne nicht zahlreicher als sonst. Unter der zweiten Lage bildet das neurogliale Netz eine Grenzlamelle (b) mit zahlreichen Kernen und hängt diese vielfach durchbrochene Lamelle sowohl nach aussen, als innen mit dem neuroglialen Netze, der sie ja angehört, zusammen. Auf die zweite Lage folgt die breite dritte bei Eristalis (Textfig. 12 ak), welche der äusseren Kreuzung sonst entspricht und in deren medialen Teil die Nervenfasern bei Musca vomitoria sich zu Bündeln zusammentun (Textfig 13 nbs). Hier ist das Netz bei Eristalis wie in der ersten Lage geformt (Fig. 23 c). Etwas anders sind die Verhältnisse bei Musca vomitoria. Nach-

dem bei dieser die Nervenbündel sich aufgelöst, bildet sich eine gleiche Schichte wie bei Eristalis die dritte ist und gleich wie bei Eristalis liegen hier zerstreut Ganglienzellen. Diese (Fig. 26 gz), wie ihre dicken peripheren Fortsätze, die ja die zweite Schichte bilden, werden von der Neuroglia umscheidet, während indessen bei Eristalis, wie oben angegeben, die Neuroglia in der zweiten Schichte nicht mehr Kerne aufweist wie sonst wo, gelangt es bei Musca vomitoria in der inneren Hälfte der zweiten Schichte zu einer starken Kernlage in der Neuroglia (nz).

Nachdem bei Eristalis die Nervenfasern das keilförmige Ganglion durchsetzt oder bei Musca sich die Nervenbündel aufgelöst, liegen die Nervenfasern in der dritten Schichte auseinander. Entweder geht dann eine Nervenfaser, sich in der zweiten Schichte verdickend (Fig. 23 g, f) und in der ersten Schichte sich wieder verdünnend, in eine dort lagernde Ganglienzelle über oder tut sie das schon in der dritten Schichte (e). Die peripherste Ganglienzelle (h) sendet dann ihren peripheren Fortsatz in die Sehschichte, wo ich die Inervierung der Sehstäbe nicht verfolgt habe. Ich habe aber auch Fälle beobachtet, in denen (f) jene Ganglienzelle sich erst mit einer anderen peripheren verband und diese dann (ob immer?) zwei Fortsätze in die Sehschichte entsandte.

Im zweiten Falle, wenn die Ganglienzelle in der dritten Schichte liegt (e), verdickt sich ihr peripherer Fortsatz in der zweiten Schichte gleich wie zuvor, verdünnt sich dann in der ersten Schichte und gelangte so in die Sehzellenschichte, ohne zuvor in der ersten Schichte sich mit einer Ganglienzelle zu verbinden. Endlich habe ich auch den Fall bei Eristalis beobachtet, dass eine breitere Nervenfaser sich gabelte (d), die Gabeläste sich mit je einer Ganglienzelle verbanden in der dritten Schichte und dass, wie in diesem Falle abgebildet, die eine dieser Zellen zwei, die andere drei Fortsätze peripherwärts besass. Von dem einen Fortsatz der Zelle mit zwei peripheren Fortsätzen konnte festgestellt werden, dass er direkt in der zweiten Schichte zu einer verdickten Faser wurde und dann sich in der ersten verjüngend, mit anderen Fortsätzen (j) in die Sehschichte gelangte. Die zweite Zelle in der dritten Schichte hatte drei periphere Fortsätze, von denen eine durchschnitten war. Die eine der andern beiden verhielt sich ganz so wie der beschriebene Fortsatz der andern Zelle, der Fortsatz aber verband sich mit einer Ganglienzelle

unter der zweiten Schichte. Diese Zelle besass zwei Fortsätze, die ohne mit Zellen in der ersten Schichte sich zu verbinden, direkt in die Sehzellen-Lage gelangten.

Dass eine Nervenfaser, die sich in der dritten Schichte mit einer Ganglienzelle verbindet, sich auch in der ersten noch mit einer verbinden würde, habe ich nie beobachtet, weiss also darüber nichts anzugeben. Das Ergebnis wäre also, dass eine aus dem Sehganglion kommende Nervenfaser nicht bloss eine Sehzelle innerviert, sondern neben diesem häufigen Falle auch andere häufige Fälle vorkommen, wo sie durch Vermittlung von Ganglienzellen in der dritten oder ersten Schichte auch zwei bis fünf zu versorgen vermag.

Zur Kontrolle meiner Beobachtungen würde ich Eristalis empfehlen, welche Form nicht nur grosse Elemente hier besitzt, sondern für Methylenblau auch recht empfindlich ist. Die Präparate wurden eingelegt, da es mit der vitalen Injektion bei den Tracheaten nicht recht gelingen wollte.

Meine diesbezüglichen Untersuchungen habe ich noch auf Gomphus ausgedehnt. Über die Neuroglia habe ich hier dem Gesagten weiter nichts beizufügen, als dass hier, wie auch bei der Fliege durch die Weigert'sche Hämatoxylinfärbung eine fibrilläre Struktur in den Neurogliazellen und Neurogliafasern, insbesondere wo Verdichtungen vorkamen, nachweisbar war.

Meine Ergebnisse habe ich auf Figur 27 zusammengestellt. Nach diesen, wie ich schon mitgeteilt habe, finden sich in der dritten Schichte (ak) keine Ganglienzellen mehr, wie sie als dicke Lage bei Larven durch Berger beobachtet ward und müssen somit diese Zellen von der zweiten Schichte (α) her peripherwärts gewandert sein während der Metamorphose. Wie schon erwähnt, liegt dann eine dritte Schichte von Ganglien- aber auch von Neurogliazellen über der zweiten (β), auf diese folgt dann die äusserste Schichte mit mehr zentralwärts zu gelegenen, weniger dicht angeordneten Ganglienzellen (γ). Ich halte somit die Ganglienzellen der dichten Lage (β) aus dem angeführten Grunde homolog mit den Ganglienzellen der dritten Lage bei den Musciden, die anderen (γ) aber für homolog mit den gleichgelagerten.

Dies bestätigt auch das histologische Verhalten. Die aus der äusseren Kreuzung (ak) kommenden Nervenfasern verdicken sich nämlich in der zweiten Lage und verbinden sich dann entweder mit einer Zelle in der dichten (1, 2, 3, 4, 6, 10) oder mit einer in der äusseren Zellage (5). In beiden Fällen tritt dann der periphere Fortsatz in die Sehschichte, oder aber sich gabelnd gibt die Ganglienzelle zwei periphere Fortsätze ab.

Bei der Biene habe ich Ähnliches beobachtet. Es treten die aus der äusseren Kreuzung (Fig. 10 ak) kommenden Nervenfasern entweder mit Ganglienzellen gleich auswärts von der Kreuzung (y) in Verbindung oder mit solchen an der Stelle, wo sich die Fasern zu Bündeln zusammentun (gs). Darnach hätten wir dann auch die Verhältnisse bei der Biene zu beurteilen. Jene innere Zellage (y) würde der inneren, die darauffolgende Faserlage (fl) der mittleren und die äusserste Zellage (gs) der äusseren der bisher hierauf erörterten Formen entsprechen.

Fassen wir nun das bisher Mitgeteilte zusammen, so würde das folgendermassen lauten:

Bei den niedersten Formen der Myriopoden differenzierte sich die ursprünglich einheitliche Sehfläche — wie ich dies voraussetze, ohne welcher Voraussetzung die Verhältnisse bei Tracheaten aus jenen der Protracheaten oder Peripatiden nicht ableitbar sind (17), zu Becheraugen. Damit ward die periphere, nicht in das Zentralnervensystem aufgenommene subepitheliale Ganglienzellage an den Becheraugen festgehalten worden. Dies zeigt sich bei den Myriopoden und niedersten Branchiaten. Diese Becheraugen vereinigten sich zum Komplexauge, doch wird dieser Zustand cönogenetisch wenigstens bei der Biene übersprungen, wo gleich aus der Sehfläche das Komplexauge sich gestaltet.[1]) Damit wird aber nach innen die periphere Ganglienzellage beibehalten. Die einzelnen Becheraugen setzen das Zusammentreten von Nervenfasern zu Nervenbündeln voraus, wie es denn tatsächlich auch der Fall ist. Vielfach zeigt sich dies auch noch bei dem Komplexauge, so bei Blatta, wo Faserbündel vorkommen und die einzelnen Fasern unter der Sehschichte, bevor sie in diese eintreten, sich mit je einer Ganglienzelle verbinden. Diese periphere Schichte erblicke ich nun bei Apis in

[1]) Es scheint somit, dass ich mit K. Hesses Annahme doch nicht im Gegensatze stehe.

den Zellen zwischen den Bündeln und in den Ganglienzellen der ersten Lage bei Musciden und Pseudoneuropteren.

Es sind diese Ganglienzellen homolog der Ganglienzellage um die Sehschichte des Auges der Polychaeten oder etwa der Kopfaugen der Mollusken. Alles was nun hierauf folgt ist Zentralnervensystem, wobei ich es unentschieden lasse, ob die zweite Schichte mit den verdickten Nervenfasern noch dem peripheren Teil des Nervensystems angehört und erst sekundär in das Zentralnervensystem von Myriopoden an aufgenommen ward. Hiefür scheinen die angeführten Verhältnisse bei Libellen zu sprechen. Dann würde bei Apis auch die äusserste Verdickung am Sehganglion (Fig. 10 fl), die ja nur Nervenfasern breiteren Kalibers (und Neuroglia) enthält, zum peripheren Teil zu rechnen sein. Denn die geringe Zellage um diesen Teil herum, die nach Berger als eine Fortsetzung der Ganglienzellage um das Sehganglion herum erscheint, besteht nur aus Neurogliazellen. Es schliesst dann die periphere Ganglienzellage des Sehganglions mit der Zellage um den halbmondförmigen Körper (Fig. 27 β), wie dies auch Berger zugibt, ab.

Somit wäre ich nicht einverstanden mit der Annahme Bergers, dass die zweite und dritte Schichte samt der äussersten Lage zur Retina gehöre. Ich würde aber die Bezeichnung Retina schon darum nicht verwenden, weil sie etwas anderes bei den Neochordaten bezeichnet und die Homologosierung darum nicht durchführbar ist. Nur vom physiologischen Standpunkte wäre dies gestattet, aber nicht von jenem, der unter gleicher Bezeichnung homologe Teile versteht. Das Neochordaten-Retina ist ja ein Teil der Hirnrinde und gehört die Sehschichte auch genetisch zu ihr. Anders ist es aber in unserem speziellen Falle, denn das Arthropodenauge, wie überhaupt jenes der Achordaten entstammt ja direkt als Sinnesfläche dem Integumente.

Wenn wir von Sehnerven sprechen bei den Arthropoden, so können wir wohl nur periphere Bündel wie bei den Myriopoden darunter verstehen, obgleich ja der Sehnerv bei den Neochordaten kein eigentlicher peripherer Nerv ist. Ausserdem kommt noch dazu, dass bei den Arthropoden dann sehr verschiedene Teile mit dieser Bezeichnung benannt werden müssten. Erstens der Augenstiel der Thoracostraken, dann jene Verbindung des Sehganglions mit dem Protocerebrum nur mancher Coleopteren, die

innere Kreuzung bei Acridiern und endlich die Faserbündel in der äusseren Kreuzung bei Musca. Es können sich aber verschiedene Teile im oder um das Sehganglion je nach Gestaltung der Verhältnisse des Kopfes sehnervenartig verlängern. Sowohl von Viallanes als auch von Kenyon wird noch eine dritte innere Markmasse des Sehganglions beschrieben, welche jedoch schon im Protocerebrum liegt. Sie hat eine ventrolaterale Lage und lassen sich an ihr eine innere und eine äussere schmalere Lage unterscheiden. Ein Faserbündel, den Kenyon aus der inneren Markmasse sich sammeln sah, fasert sich in dieser ovalen Markmasse des „Optic body“ auf. Es handelt sich in dieser Marklage somit meiner Ansicht nach um eine zentrale Masse, in die Ganglienzellfortsätze (Figg. 27, 28 m) aus der Ganglienrinde des Sehganglions sich auflösen, doch sonst das Übrige ein Nervenbündel ist. Die Separierung dieses inneren Sehzentrums vom zentralen Protocerebrum, das nach Kenyon mit dem Antennalganglion in Verbindung steht, und sein festerer Anschluss an das Sehganglion, wäre vielleicht bei thoracostraken Krebsen vollzogen. Gewiss ist es, dass das innere Sehzentrum sich erst spät konzentriert auch innerhalb des Protocerebrums und bei Blatta in dieser Form noch nicht besteht.

Die peripheren Sehnervenfasern entspringen im Sehganglion. Schon einfache mit Formol behandelte Schnittpräparate zeigen, dass aus der Ganglienzellrinde in die äussere Kreuzung Fasern sich begeben, wie ich dies für die Biene abgebildet habe (Fig. 10, 2). Es ist diese ein so häufiger Befund bei der Biene und Wespe an den genannten Präparaten gewesen, dass es mich durchaus nicht überraschte, als ich nach Durcharbeitung der topographischen Verhältnisse an Golgi'schen und Methylenpräparaten das Beobachtete bestätigt fand. Besonders an den an die Ganglienzellrinde stossenden Rändern des äusseren Marklagers kann man überall zu innerst gelegene Ganglienzellen finden, die (1, 3, 4) sich mit ihrem längsten Fortsatz in die äussere Kreuzung begeben, diese (ak) passieren um dann in der schon angegebenen Weise in den peripheren Lagen sich mit Ganglienzellen verbinden. Diese Zellen in der Ganglienzellrinde hängen, wie wir dies weiter unten noch sehen werden, mit den anderen Zellen der Ganglienzellrinde durch kurze Fortsätze

zusammen (Fig. 27, 7) und besitzen ausser diesen nur jenen starken peripheren Fortsatz. Von diesem Fortsatz wendet sich aber unter spitzem, nach innen zu gekehrtem Winkel ein Ast nach innen (Fig. 10) in das äussere Marklager, um sich dort dann in seine Endäste aufzulösen. Es sind dann diese Fortsätze, welche einen Teil jener, schon von Berger beobachteten parallelen Streifung in dem äusseren Marklager bilden helfen. Sie enden wohl alle im zentralen Nervennetz des äusseren Teiles des äusseren Marklagers.

Andere periphere Sehfasern entspringen aus dem keilförmigen Ganglion (Fig. 9 kg). Ihre Zellen haben ausser den kurzen Zellverbindungen zwei längere Fortsätze, einen peripheren, der zur Sehschichte gelangt und einen zentralen, der im äusseren Teil des äusseren Marklagers sich auflöst (Fig. 27, 4, 5).

Die Vorgänger dieser Zellen liegen bei Artemia und den Asseln zerstreut im Sehganglion (Textfigur 4 A) und haben sich dort von der Ganglienzellage abgetrennt.

Es gibt somit die ganze Ganglienzellrinde, wie dies nach dem Mitgeteilten bei Lithobius zu erwarten war, Ursprungsfasern an die Sehschichte ab und diese bilden eben eine Längsfaserlage um das ganze äussere Marklager.

Ausser den rückläufigen Ästen dieser Fasern, sowie den selbständigen zentralen Fortsätzen der Zellen des keilförmigen Ganglions, sind es auch periphere Fortsätze zentraler gelegener Ganglienzellen, welche zu jener Streifung im äusseren Marklager beitragen. Sowohl aus der dem hinteren Rande des äusseren Marklagers anlagernden Ganglienzellage (Fig. 27, 1, 2), als auch aus der lateralen, dem inneren Rande des inneren Marklagers anlagernden Ganglienzellrinde des Protocerebrums, senden einzelne Zellen (Fig. 8, 1, Fig. 27, 3) periphere Fortsätze an die Sehschichte. Erstere (Fig. 27, 1, 2) durchziehen dann naturgemäss das äussere Marklager als radiäre Fasern, in dessen zentralem Nervennetze Fasern abgebend. Während die letzteren, sofern sie dorsalwärts liegen (Fig. 8, 1), die innere Kreuzung (ik) durchziehen müssen, müssen die aus ventralwärts gelegenen Ganglienzellen (Fig. 27, 3) auch das ganze innere Marklager (im) passieren. Diese geben dann in beiden Marklager Netzfasern ab.

Es gehört somit noch ein Teil der Ganglienzellen der dem Sehganglion anliegenden seitlichen Ganglienzellwand des Proto-

cerebrums diesem Ganglion an und so sie auch noch zur Sehganglien-Zellrinde gehören, sind auch die eingeschobenen Zellmassen aus dieser Rinde abteilbar; sie dienen mit ihr zum Ursprung der Sehnervenfasern. Diese nehmen somit aus der ganzen Sehganglien-Zellrinde ihren Ursprung direkt aus Ganglienzellen. Ich betone dies, weil Parker (36), wie oben mitgeteilt, bei Astacus die Sehfasern nicht von Ganglienzellen, sondern aus dem Nervennetze der beiden Marklager entstehen lässt. Doch sollen die Zellen der Zellrinde mit längeren Fortsätzen sich auch in diesem Marklager auflösen, sodass der Zusammenhang zwischen Sehfaser und diesen Zellen durch das zentrale Nervennetz erfolgen würde. Von Blatta orientalis habe ich nach einem Methylenblaupräparat eine Zelle aus der Ganglienzellrinde abgebildet (Fig. 22), bei der etwas Ähnliches wie Parker angibt, stattfindet, doch zeigt es sich immerhin deutlich genug, dass die Hauptfaser zur peripheren Faser (a) wird.

Es tritt jedes Sehganglion nicht nur mit dem der anderen Seite, sondern auch mit anderen Gehirnteilen in Verbindung. Es sind Ganglienzellen aus der medianen Hälfte des gesamten Sehganglions, wie auch aus dem eingeschobenen Kern der zwischen den beiden Marklagern gelegen ist, welche durch die obere oder die untere Kommissur im Protocerebrum, einen entsprechend langen Fortsatz auf die anderseitige Hirnhälfte entsenden. Es beschränken sich aber, wie gesagt, diese Art Zellen auf die mediane Hälfte des Ganglions und das keilförmige Ganglion, sowie die ganze laterale Hälfte der Rinde entbehren solcher Zellen. Diese langen Kommissural-Fortsätze (Fig. 27, 7, 8, 12) entsenden aber auch unterwegs geringere Netzfortsätze, die im zentralen Nervennetze[1]) der den Kommissuren benachbarten Zentral-Nervennetzbezirken sich auflösen. Die Endauflösung des Hauptfortsatzes findet aber stets im Sehganglion der anderseitigen Hälfte

[1]) Nachdem Apathy noch 1890 (1) sich über das von mir bei Mollusken fünf Jahre früher (16) und zwei Jahre früher für Würmer (15) beschriebene zentrale Nervennetz lustig gemacht, entdeckte er 1895 (2, pag. 524) die Kontinuität („Kontinuirlichkeit") des Nervengewebes! Apathys Verdienst, die Struktur der Ganglienzelle und der Nervenfaser, anknüpfend an die diesbezügliche Entdeckung Max Schulzes bei Torpedo, gefördert zu haben, wollen wir gerne anerkennen ohne ihn wegen der Schmückung mit fremden Federn bezüglich der Kontinuität zu bewundern.

statt. Ein Teil von ihnen gelangt direkt auf der anderen Seite in das innere Marklager (Fig. 15 im, Fig. 8 vc), sich dort völlig auflösend, ein anderer aber gelangt in das äussere Marklager (Fig. 27, 13, Fig. 17, 1), biegt dann dort (am), entsprechend der Biegung der mittleren Lage in diesem, von vorne nach hinten oder von oben nach hinten und löst sich dann mit seinen Endästen im ganzen äusseren Marklager auf.

Dadurch nun, dass jene Ganglienzellen, welche diese Kommissur-Fasern entsenden, noch Netzfasern besitzen, die im zentralen Nervennetze des inneren oder äusseren Marklagers derselben Seite sich auflösen (Fig. 17 c; Fig. 8, 2; Fig. 27, 14), wird durch die Vermittlung der Ganglionzelle die beiderseitige Verbindung der Marklager erreicht.

Es stehen die Ganglienzellen der gesamten Zellage der Sehganglienrinde, wofür ich noch Beweise weiter unten erbringen werde, untereinander in direkter Zellverbindung, und so ist es nichts Auffallendes, wenn bei Verschiebungen von Zellen solche direkte Zellverbindungen (Fig. 27, 7, 8, 14) sich auch auf grössere Entfernungen erstrecken. Solche Verbindungen fand ich zwischen der Rinde der hinteren und der vorderen Seite, zwischen den beiden Marklagern (1,2). Es verband sich in dem abgebildeten Falle eine Ganglienzelle mit direktem Sehnervenfortsatz mit einer anderen in der hinteren Rinde zwischen den beiden Marklagern (2) und die zweite Zelle entsandte einen langen Fortsatz zu einer Zelle in der oberen Rinde, die ihrerseits wieder mit einer anderen dort in kurzer Verbindung stand (8). Diese letztere entsandte einen kommissuralen Fortsatz in die dorsale Kommissur. Aber alle diese Zellen stehen durch Netzfortsätze mit den Marklagern in Verbindung. Es werden also die auf Präparaten sichtbaren Einzelfälle nicht zu schematisch zu nehmen sein; wie denn überhaupt die Auflösung einer längeren Verbindung in einem bestimmten Zentrum bis zum gewissen Grade in das Nervennetz, da ja Netzfortsätze stets an der Hauptverbindung sich finden, sich vielfach einstellt. Dafür habe ich schlagende Beweise in den Lateralbahnen des Rückenmarkes der Forelle erbracht (13), die aber leider durch die noch immer, wenn auch nicht in dem Maße wie ehedem, zu

schematische Auffassung des Baues vom Zentralnervensystem nicht gehörig berücksichtigt wurden.

Wenn also auch zugegeben werden muss, dass die Ausbildung von solchen Marklagern wie die beiden im Sehganglion der Arthropoden sind, auf einer höheren, uns zurzeit völlig unbekannten physiologischen Forderung beruht, so dürfen wir die scheinbar beiderlei Vermittlung von Sehnervenfasern der einen und der anderen Seitenhälfte durch Zellen und zentralem Nervennetz einerseits und andererseits durch Zellen und Zellen nicht allzu schematisch und gegensätzlich auffassen. Dies hiesse die Phylogenese des Baues der Nervencentren verkennen und einer schematichen Anschauung den Weg bahnen.

So viel steht aber fest, dass ein Teil der Ganglienzellen der genannten Ganglienzellmassen der Sehganglien vermittelnde sind, die aber darum den Zusammenhang mit dem Nervennetze besitzen. Von diesen wären aber bei dicken Zellschichten gewiss solche zu sondern, die nur den Zellverband eingehen. Hierfür liegen auch viele von mir erbrachte Beweise bei Mollusken (16) und Würmern (15) vor. Ausser untereinander stehen die Sehganglien noch mit anderen Centren nicht nur im Syncerebrum, sondern auch im Bauchmarke in Zusammenhang.

Es ziehen mit den eben aufgeführten Fasern in der inneren Kreuzung auch andere Fasern von der ganzen hinteren Seite des inneren Marklagers an dessen äussere und vordere Seite nach dorsalwärts (Fig. 8). Alle zusammen bilden ein ansehnliches Bündel (Textfigur 13 ik, Fig. 13, 17 ik'). Wir wollen es das gebogene Bündel der inneren Kreuzung nennen. Diese anderen Fasern sind nun zum Teil solche, die aus Ganglienzellen der Rinde dort entspringend (Fig. 27, 11, 1) Netzäste in das innere Marklager abgeben (Fig. 8, 6) und dann in das grosse dorsale Bündel ziehen, welches später in die obere Kommissur gelangt. Solche Fasern gelangen auch aus der dorsalen Rinde des Sehganglions (3) in jenes Bündel. Das anfangs einheitliche Bündel zerfällt bei Apis und Vespa in zwei Unterbündel (Fig. 11, 12 fgc). Wir wollen es den Fasciculus globulo-centralis (Textfiguren 12, 13 fgc, fgc') nennen. Es erreicht in dieser Weise das Gebiet der dorsalen Kommissur. Bei den Libellen bildet es kein getrenntes Bündel, sondern zieht mit dem gesamten dorsalen Bündel aus dem Sehganglion in die dorsale Kommissur

des Protocerebrums (Fig. 27). Die genannten Fasern aus der hinteren und dorsalen Ganglienzellschichte der medianen Hälfte des Sehganglions werden nun nicht zu Kommissurenfasern, sondern gelangen im zentralen Netze, hinter der vorderen und dorsalen Ganglienzellage des Protocerebrums (Fig. 27 m), mit ihren Endästen aber im Zentralganglion (cg) zur Endverästelung. Ich habe bei Gomphus auf Methylenpräparaten dieses Endverhalten ausführlich verfolgt. Diese Fasern (Fig. 28 f), nachdem sie an genannter Stelle (m) Netzfasern abgegeben haben, gelangen durch die neurogliale Scheide (ns) in das Zentralganglion (cg), wo sie dann entweder dorsal- oder ventralwärts an dasselbe herantreten oder treffen dessen Kernteil an den lateralen Seiten. In allen Fällen lösen sie sich in diesem Kernteil auf, wobei die an erster Stelle die Sagittalebene im Zentralganglion nicht überschreiten.

Andere Fasern des genannten Bündels gelangen direkt sowohl in den lateralen als auch den medianen Teil des jederseitigen Globulus bei den Hymenopteren (Fig. 7, 1; 8, 3), um sich in dessen Marksubstanz aufzulösen. Zu diesen Fasern rechne ich auch diejenigen, die aus der inneren Ganglienzellrinde kommend, sich im Stiel des Globulus auflösen (Fig. 17, 2). Andererseits gelangen in den Funiculus globulo — centralis auch Fasern von Ganglienzellen aus dem Pars intercerebralis (Fig. 27, 9) derselben Seitenhälfte, die sich dann im äusseren Marklager auflösen. Bei Apis sah ich solche Zellen (Fig. 15, 1, 2, 3) auch aus der anderen Seitenhälfte durch die obere Kommissur hindurch in das innere Marklager (im) gelangen, ausserdem begegnete ich aber auch solchen Zellen (4), deren Hauptfortsatz sich teilte, der eine Teilfortsatz durch die Kommissur hindurch in den inneren Marklager der anderen Seite gelangte, der andere sich aber in das gleichseitige innere Marklager begab[1]). Alle diese Zellen geben auch feinere Äste in das anliegende Nervennetz ab. Ausserdem habe ich bei der Biene auch Fasern beobachtet, die, aus dem Globulus kommend, in dem inneren Marklager sich auflösten (Fig. 8, 5).

Es steht ferner das Sehganglion noch in Verbindung mit dem Antennalganglion und dem unteren Schlunganglion.

[1]) Diese Fasern hat auch Kenyon gesehen (l. c. Taf. XVIII 5, 4), doch ihre Endverästelung nicht erkannt. Dafür sah er aber, dass diese Fasern oberhalb des Zentralganglions Äste in dieses entsandten.

Vor dem unteren Bündel aus dem Sehganglion (Textfigur 10 vc) befindet sich jederseits ein Bündel, getrennt von jenem bei der Biene, welches in schönem Bogen ventralwärts biegend (Fig. 15 foa), in das Antennalganglion gelangt. Von dem unter ihm gelegenen Längsbündelsystem (lvb) wird es durch ein neurogliales Septum geschieden. Dieses Bündel, das als Funiculus optico antennalis benannt werden soll, führt Fasern (ob auch andere?), welche aus Ganglienzellen aus der medianen Ganglienzellrinde des Sehganglions stammen und sich im Nervennetz des Antennalganglions, zwischen dessen Glomeruli auflösen.

Aus der gleichen Zellrindenlage gelangen Fortsätze von Ganglienzellen (Fig. 27, 3) in jenes Längsbündel, das vom Syncerebrum in die unteren Schlundganglien sich fortsetzt (vb) und welches bei den Hymenopteren jederseits innen am Stiel des Globulus gelegen (Fig. 16 vb), dann in das untere Schlundganglion gerät (Fig. 12 vb). Es ist dies ein ganzes System von Bündeln und würde die eigentliche frühere Schlundkommissur vorstellen. Vielleicht wäre der Name innere Schlundkommissur am geeignetsten. Es liegt zum Schlusse überall am Ösophagus (Fig. 11 vb). Durch die innere Schlundkommissur treten aber auch Fasern in das untere Schlundganglion (Fig. 8), welche Seitenäste von Kommissuralfasern aus dem Sehganglion sind (2). Diese Fasern sah ich dann im unteren Schlundganglion (sg) sich kreuzen, um sich dann im Nervennetz der anderseitigen Ganglienhälfte aufzulösen[1]).

Es tritt somit jedes Sehganglion in Beziehung

1. mit dem der anderen Seitenhälfte,
2. mit den Globulis,
3. mit der Pars intercerebralis anterior,
4. mit dem Antennalganglion,
5. mit dem unteren Schlundganglion und
6. mit dem Zentralganglion.

Ich glaube hier kaum noch einmal zusammenfassen zu müssen, wie die innere Kreuzung des Sehganglion entsteht, da aus dem Mitgeteilten dieses deutlich hervorgeht.

---

[1]) Kenyon sah Fasern aus dem inneren Marklager in diesem Bündel sich auflösen (l. c. Taf. XVII op. C), und nennt darum nur teilweise zutreffend dieses Bündel, unsere innere Schlundkommissur „optic body“.

Ein zweites hochdifferenziertes Gebiet des Protocerebrums sind die Globuli. Ihr äusseres und topographisches Verhalten wurde im vorigen Abschnitt erörtert und hier möchte ich ihre struckturellen Verhältnisse besprechen.

Überall wo der Globulus zur vollen Differenzierung aus dorsaler Ganglienzellage des Protocerebrums gelangte, besteht ihre Ganglienzellage aus viel kleineren Zellen wie jene der angrenzenden Rinde und zeichnen sich bekanntlich ihre Zellen den angrenzenden gegenüber durch intensivere Färbung mit den verschiedenen Tinktionsmitteln aus. Diese kleinsten Ganglienzellen liegen fest aneinander und verbinden sich untereinander, wie im nächsten Abschnitt ausführlicher gezeigt werden soll, durch Zellbrücken oder Zellfortsätzen, die manchmal dadurch, dass sie weiter von einander entlegene Zellen verbinden (nur am zentralen Rande) auch länger sein können (Fig. 24 A). Es sind diese Zellen untereinander gleich oder doch annähernd gleich gross. Jede, oder doch die meisten dieser Zellen — es wäre wohl möglich, dass unter ihnen auch nur blosse Verbindungszellen vorkommen — besitzt einen sehr langen Hauptfortsatz, und indem sich dann diese feinsten Nervenfäden allmählich zu dickern Bündeln vereinigen (Textfigur 6 B), gelangen sie in die schalenförmige Marksubstanz des Globulus. Nur die dieser anliegenden tun dies direkt. Es sind in der Marksubstanz zwei verschiedene Zustände vorhanden, je nachdem die Marksubstanz höheren Zuständen angehört oder unsprünglicher ist. Blatta stellt den Hymenopteren gegenüber den niederen Zustand vor. Bei ihr ist die schalenförmige Marksubstanz nichts anderes, als ein Komplex von nach unten ziehenden Nervenfasern. Je tiefer nach ventralwärts in den Stiel, umsomehr ändert sich dies Verhalten, bis schliesslich unten in der Querbrücke ein anderes Verhalten zur Geltung gelangt. Es verlaufen dann die feinen Fasern parallel nebeneinander im Marke (Fig. 24 A m), wobei nur selten Äste an ihnen zur Beobachtung gelangten, die sich dann mit Nebenfasern verbinden oder neben solchen nach ventralwärts ziehen.

Unterhalb des schalenförmigen Markes (Textfigur 14) werden jene Seitenäste immer zahlreicher, bis schliesslich schon oberhalb der Querverbindung der Stiele sie zum grössten Teil sich verästelt haben. Hier findet sich dann ein feines Nervennetz

vor, zwischen dessen Maschen aber noch viele Fasern verlaufen, die dann möglicherweise auch in den jenseitigen Stiel gelangen, zumeist aber sich gabelnd, wie Kenyon für Apis dargestellt hat, eine der beiden Äste in den vorderen, der andere in den inneren Schenkel der Stiele entsenden, wo diese Äste dann in das Nervennetz sich aufsplittern. An den Stellen, wo die Markmasse der Stiele der Ganglienzellage fest anliegt, wie frontal und lateral an der Pars intercerebralis, senden die Ganglienzellen Fortsätze in die Stiele, beziehentlich in die Querbrücke, welche sich dann dort verzweigen. Es gibt dort dann ganz kurze (Textfigur 7 links unten) oder längere (Textfigur 6 A rechts) solche Fortsätze. Andere solcher Fortsätze sind sehr lang, teilen sich (Textfigur 7 st) und gelangt einer der Teiläste in den vorderen inneren, der andere in den inneren hinteren Stiel. Sie

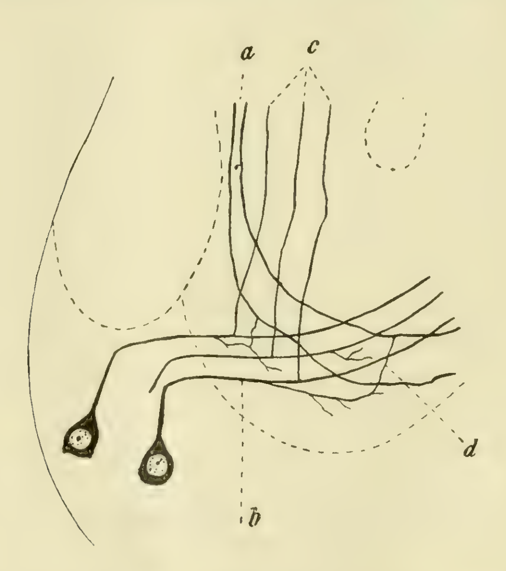


Fig. 14.

Ein Stück aus einem sagittalen Längsschnitte durch das Syncerebrum von Blatta orientalis, an der Stelle, wo die Querverbindung an die Ganglienzellage stösst (s. Textfigur 7 links). Methylenpräparat.

verästeln sich dann dort völlig. Eine andere Modification ist dann wieder jene, wo sich in der beschriebenen Weise jeder Hauptast (Textfigur 14 b) der betreffenden Zellen sich gabelt und sich die Teiläste in gleicher Weise wie zuvor nach oben

begeben, aber unten bereits Verbindungen (d) mit den Fasern aus der Zellage der Globuli (a) eingehen. Es sind dies immerhin noch verhältnismässig gröbere Verbindungen.

Aber auch andere Gebiete entsenden Verbindungsfasern in die Stiele der Globuli. Eine solche Verbindung mit dem Sehganglion wurde schon erörtert. Die anderen sollen erst erörtert werden, nachdem die Zustände im Marke der Globuli bei Apis und Vespa erledigt sein werden.

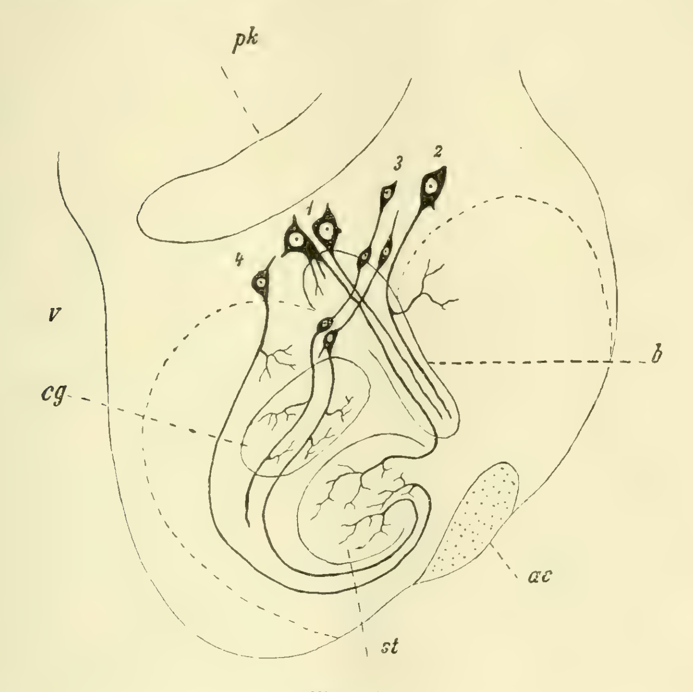


Fig. 15.

Der untere Teil eines sagittalen Längsschnittes durch das gleiche Objekt, jedoch viel weiter medianwärts, so, dass bereits das laterale Ende des Zentralganglions *cg*, getroffen war; *v* Vorne; *pk* Globulus; *st* Stiel; *ac* Commissura anterior; *b* Bündel in die Schlundkommissur.

Bei der Biene, auch bei Ameisen, liegt die Ganglienzellschichte der schalenförmigen Marklage unmittelbar an (Fig. 7, 8, 11, 12, 15, 16). Ausser dem die Ganglienzellen und die Rinde umgehenden Neuroglianetze gelangen von der Neurogliahülle des Gehirns aus stärkere Septen in die Rindenlage und die ganze Markmasse wird von einer aus dem Neuroglianetze durch Ver-

dichtung entstandenen, somit also durchlöcherten Hülle umgeben, von der aus wieder septenartige Verdichtungen sich in die Nachbarschaft begeben. Diese Hülle trennt die beiden Markmassen auch dort wo sie sich berühren, warum wohl von früheren Autoren die volle Trennung der beiden Stiele behauptet wurde. Allein dem ist nicht so, denn es hängen auch dort die Stiele untereinander, wie bei Blatta, wo das mediane durchlöcherte Septum fehlt, durch das feine zentrale Nervennetz zusammen. — In der die Markschale ausfüllenden Teil der Rinde (Fig. 16 apk) lässt sich ein dunklerer Kernteil von einer helleren, diesen umgebenden äusseren Teil gut unterscheiden. Es beruht dies darauf, dass im dunkleren Kernteil viel mehr Kerne sich in dem Neuroglianetze befinden, als im hellen. Von der neuroglialen Hülle der Markmasse setzt sich das Neuroglianetz dann in die Markmasse fort. Bei Vespa crabro bildet die Markmasse, wie wir bereits gesehen haben, lappenförmige Faltungen (Textfigur 10), dabei zieht sie (m) sich von der Rindenlage (z) etwas zurück, so, dass zwischen beiden eine hellere Lage (v) sich findet. Diese (Fig. 24 B. i) wird ausgefüllt von einem Neuroglianetze (ng), der locker gewordenen früheren Hülle, die sich ja nach beiden Seiten hin in das engere Netz fortsetzt. In dieser neuroglialen Zwischenschichte finden sich nun Querspangen (b), die von der Rinde (z) zur Marklage (m) ziehen und von Nervenbündelchen gebildet werden, welche oben von erster Stelle zur letzteren ziehen. Sobald die Hauptfortsätze der untereinander verbundenen kleineren Ganglienzellen der Rindenlage in den Mark (m) gelangt sind, geben sie zahlreiche Äste von sich, die dann bereits in der schalenförmigen Marklage ein feinstes Nervennetz bilden. Die Hauptfortsätze setzen sich als solche in die schon beschriebenen Bündel fort und diese Bündel verästeln sich erst in dem untersten Ende der Stiele vollständig. Einer der Seitenfortsätze ist stark dendrisch kandelaberartig verästelt wie Kenyon dies richtig abgebildet und beschrieben hat für Apis, und welche Verästelung an jene der Purkinje'schen Zellen in der Kleinhirnrinde der Neochordaten erinnert. Die Bündel werden im Stiele (Fig. 7, 8 und 16 links) von einer Marklage umgeben, die ebenso wie unten der ganze Stiel, nur aus einem feinen Netze besteht. Der Fortschritt in den Stielen der Hymenopteren gegenüber Blattazuständen liegt also darin, dass ein feinstes

Netz in grösserer Ausdehnung sich schon in der schalenförmigen Marklage einstellt und infolge davon die in die Stiele eindringenden, von anderen Centren herkommenden Fasern (Fig. 24 B mit rot) bis in die schalenförmige Marklage hinaufreichen (Textfigur 9). Die Histophylogenese der Stiele wäre somit etwa folgende. In niederen Zuständen, bei den Myriopoden etwa, entspringt aus dem Ganglienzellhaufen der Globuli je ein Bündel von Fasern, welcher sich an bestimmte Orte des Protocerebrum begibt und sich dort vor der Ganglienzellrinde im Nervennetze auflöst, dadurch indirekte Verbindungen mit jenen Zellagen eingehend. In höheren Stadien, also wie bei Blatta, dringen jene Fortsätze der betreffenden Ganglienzellagen ausserhalb der Globuli immer mehr in die Stiele ein, was dort eine vermehrte Aufsplitterung der Globulusfasern zur Folge hat. Dieser Vorgang führt dann zu einer immer höheren Entfaltung der nervösen Netzsubstanz in den Stielen, wodurch auch die höhere histologische Form der schalenförmigen Markmassen erreicht wird. Die dichotomische Teilung der Hauptfasern im Stiele, wie sie Kenyon dargestellt, kann ich bestätigen. Der eine Ast zieht nach vorne zur Ganglienzellage der Pars intercerebralis, der andere in die Querbrücke.

Eine Verbindung der Globuli, jene mit dem Sehganglion wurde schon besprochen. Eine andere Verbindung gehen die Globuli mit dem unteren Schlundganglion ein. Es sind zwei starke Bündel, ein inneres in der Antennalgangliengegend (Textfigur 10 vb'), das zwischen den beiden Stielästen (st, st') auf jeder Seite sich ventralwärts begibt; ferner ein äusseres, der lateralwärts vom Stiel (Fig. 7, 16 vb') nach unten zieht, und welcher aus beiden Hälften des Globulus stammend, in die Schlundkommissur sich begibt.

Eine andere Verbindung der Stiele erfolgt mit der Rinde der Pars intercerebralis anterior noch in anderer Weise, wie dies bereits oben angegeben ward. Ich habe diese Verbindung bei Blatta gesehen. Es ziehen von jener Stelle Fortsätze von Ganglienzellen entweder vor (Textfigur 15, 4) oder durch das Zentralganglion (3), in einem nach frontalwärts zu gerichteten Bogen nach unten zur Querverbindung der Stiele (st), umgreifen sie und lösen sich in ihr auf. Andere Fortsätze (1) gelangen durch ein von jener Ganglienzellrinde zur Schlundkommissur

ziehendes Bündel (b) an die Querverbindung, um sich in ihr aufzulösen. An Methylenpräparaten sah ich jene Fasern durch das Zentralganglion aus Zellen entspringen, die mit anderen Ganglienzellen der Zellenlage zusammenhingen (3). In dem Zentralganglion (cg) gaben jene Fasern dann zahlreiche Äste ab, wodurch eine indirekte Verbindung der Stiele des Globulus mit dem Zentralganglion besteht. Zu dieser Verbindung wäre bei Apis noch eine durch ein gekreuztes Bündelpaar (Fig. 11 p) zu rechnen. Dieses Bündel liegt in der Gegend, wo die Stiele sich berühren und zieht aus Ganglienzellen der Pars intercerebralis anterior durch das Zentralganglion (cg) mitten in den Stiel.

Ausserdem gelangt noch ein starkes Bündelsystem in die Stiele von ventralwärts (Fig. 7, 8). Es liegt dieses Bündelsystem hinter der Antennalgegend. In der Gegend des Labralnerven (Fig. 11) trennt sich von jenem Bündelsystem jedoch eine Partie ab und hier konnte ich Fortsätze aus Ganglienzellen aus der unteren Schlundganglienmasse durch dieses abgetrennte Bündel in die Stiele der Globuli ziehen sehen (1).

Es verbinden sich die Stiele mit dem Zentralganglion aber auch noch in anderer Weise wie oben dargestellt wurde. Etwas vor der Berührung der beiden Stiele findet sich nämlich eine Verbindung mit dem Zentralganglion (Fig. 14 cg). Es erfolgt diese Verbindung durch ein ungekreuztes (s) und gekreuztes (s) Bündelchen.

Somit stehen die Globuli in Verbindung

1. mit dem Sehganglion,
2. mit der ganzen Pars intercerebralis,
3. mit der unteren Schlundganglienmasse und hierdurch selbstverständlich mit dem ganzen Bauchmark, ferner
4. mit dem Zentralganglion.

Die Verbindungen des übrigen Protocerebrums mit den anderen Hirnteilen sind mannigfaltig. Zunächst mögen diejenigen der Rinde der Pars intercerebralis erörtert werden.

Aus dem lateralen Teil der Pars intercerebralis, wo die grösseren Ganglienzellen unter dem Globulus liegen in der Antennalgegend (Fig. 15) zieht ein ziemlich senkrechtes, nach vorne geneigtes Bündel, der Funiculus intercerebro — anten-

nalis (fia), gerade in das Antennalganglion (ag) hinein. Es enthält dieses Bündel Fasern von den Ganglienzellen der Pars intercerebralis anterior (7), die während ihres Verlaufes fortwährend Äste in das benachbarte Netz abgeben, zum Schlusse aber zwischen den Glomerulis des Antennalganglions sich auflösen. Andere dieser Zellen (5, 6) lassen ihre Hauptfasern in die Antennal-Kommissur gelangen, sich da kreuzen, und dann in gleicher Weise wie die ungekreuzten im Antennalganglion enden. Andererseits gelangen auch Zellfortsätze aus der Rinde des Antennalganglions an die Pars intercerebralis, wie dies Kenyon aufdeckte, um unter der Zellage sich aufzulösen.

Eine Verbindung besteht auch mit der unteren Schlundganglienmasse. Das Längsfasersystem der unteren Schlundganglienmasse zersplittert sich zu vielen Bündeln innerhalb des Syncerebrums schon bei Blatta, noch mehr in dem mehr konzentrierten Syncerebrum der höheren Formen. Ein Hauptteil hält sich lateralwärts (Fig. 15 lvb), der andere medianwärts (Fig. 12, 16 vb). Dieser mediane Teil ist es, welcher Fasern aus der Pars intercerebralis anterior aufnimmt. Es sind dann entweder Ganglienzellfortsätze aus jener Rinde, die sich in die Schlundkommissur begeben (Textfigur 15, 1) oder Fasern die von der unteren Schlundkommissurmasse kommend (4) sich unter der genannten Ganglienrinde aufsplittern. Diese letzten Fasern sind oft sehr breit, wohl die breitesten im ganzen Syncerebrum (Fig. 1 vb). Ob sie auch Äste auf die andere Seitenhälfte abgeben, wie dies Bethe für Astacus (l. c. Taf. XXIX Fig. 1 cz 4) beobachtet hat, vermag ich nicht anzugeben.

Die frontale Seite der Pars intercerebralis verbindet sich auch mit der Pars intercerebralis posterior. Es sind dann entweder Zellen der hinteren oder vorderen Fläche, welche ihre Fortsätze drüben aufsplittern lassen (Textfigur 7). Obgleich anderweitig auch solche Verbindungen bestehen können, so gelangen in den seitlich gelegenen Teilen jederseits auf diese Weise Fasern in einem horizontalen Bündel (Textfiguren 7, 9 vf), welches Bündel die Grenze zwischen Proto- und Deutocerebrum bezeichnet und auch Astfasern in die Schlundkommissur entsendet (oec). Aber auch die seitlichen Hälften, sowie der dorsale Teil des Pars gehen Verbindungen mit der Schlundkommissur ein. Dies erfolgt für den seitlichen Teil in dem seitlichen Abschnitt der

Schlundkommissur (Fig. 15 lvb), indessen die ventrale Seite in die mediane Hälfte ihre Fasern entsendet (Textfigur 10 z).

Aber auch die entfernten Rindenteile verbinden sich nicht nur unter einander, sondern auch mit andern Teilen. So sah ich aus der lateralen Seite (Fig. 16, 1) Fasern aus Ganglienzellen sich durch die Dorsalkommissur hindurch in die anderseitigen Globulus gelangen. Dann gibt es Nervenfortsätze von hier aus (2), die ohne auffallende Bündel zu bilden, ventralwärts in die anderseitige Cerebralhälfte gelangen, um sich dort aber in der ventralen Ganglienzellschichte aufzusplittern. Aus letzter Zellschichte wieder gelangen Ganglienzellfortsätze in den dorsalen und lateralen Bezirk des Protocerebrums. Diese bilden ansehnliche Bündeln bei den Hymenopteren in der vordersten Gegend des Zentralganglions (Textfigur 9 hbs), sind indessen bei Blatta wie auch bei höheren Formen wenig von dem dorsalen Kommissurensystem abgegrenzt. Ich möchte es als das hintere Bogensystem (Fig. 16) bezeichnen. Jede Seitenhälfte besitzt einen aufsteigenden, äussern Schenkel (bb') und einen inneren. Diese letzten der beiden Bogen, sich mediosagittal berührend, biegen dann medianst nach abwärts. Durch den inneren Schenkel gelangen Ganglienzellfortsätze (3) bis zur Pars intercerebralis anterior, um sich unterhalb der Zellrinde derselben Seitenhälfte zu verästeln. Ebenso gelangen solche hinauf (4), die aber oben dann nach auswärts ziehen, und sich dann unter der lateralen Zellage der Pars zu verästeln. Durch die äussern Schenkel gelangen entweder Ganglienzellfortsätze in die gleichseitige Lateralgegend (6), oder solche von dort in die ventrale (7). Eine grosse Zahl von diesen Fasern sind aber Ganglienzellfortsätze der ventralen Seite (5), die unter dem Zentralganglion (cg) — ob auch über ungewiss, — auf die anderseitige Hirnhälfte gelangen und sich dann dort im lateralen Bezirk verästeln. Es geben solche Fasern stets Äste in das Zentralganglion ab.

Wie wir es bereits gesehen haben und frühere Autoren schon feststellten, ist das Zentralganglion eine richtige Stätte für Äste aus verschiedenen Fasergruppen. Ich will, bevor ich das über seine Struktur Ermittelte mitteilen möchte, noch die anderen Faserbündel, die mit dem Ganglion in Beziehung treten, besprechen.

Aus dem untern Schlundganglion zieht von vorne nach oben und hinten ein starkes Bündel jederseits nach dem Zentralganglion (Fig. 12, vbs), das noch dem System der Schlundkommissur zuzurechnen ist. Etwas weiter hinten kann es, doch tut es nicht bei jedem Individuum, in zwei Bündel zerfallen (Fig. 11 vb) und erreicht dann so das Zentralganglion, um jederseits von unten in dasselbe (cg) einzudringen. Dieses Bündel erhält noch Verstärkung von hinten aus von dem einen Bündel der hintern Schlundkommissur, das aus Fortsätzen der lateralen Ganglienschichte der subösophagealen Ganglienmasse besteht (Fig. 11, 1, 3).

Diese Fasern durchsetzen das Zentralganglion, in demselben viele Äste zurücklassend, und verlassen es an seinem hintern Ende dorsal. Sie bilden einen Bogen (Fig. 11, 14 vbs), das vordere Bogensystem um die beiden Stiele der Globuli, gleich dem hintern Bogensystem vor dem es lagert (Textfigur 9 unter c). Lateralwärts löst sich das vordere Bogensystem im Protocerebrum auf. Auch weiter frontalwärts, also vor dem Zentralganglion besteht noch das vordere Bogensystem (Fig. 12) ohne mit dem Zentralganglion in Verbindung zu treten. Es besteht hier aus Ganglienzellfortsätzen einer Gruppe kleiner Zellen lateral in der untern Schlundganglienmasse (1); diese Fortsätze geben einen Nebenast in eine Querkommissur, die sich in der nächsten Nähe dieser Zellgruppe auf der andern Seite auflöst. Der Hauptfortsatz verästelt sich in der lateralen doch gleichseitigen Hälfte des Protocerebrums.

Ausserdem wird das vordere Bogensystem noch von Ganglienzellfortsätzen (2) aus der Pars intercerebralis anterior verstärkt, die gleichfalls an dem genannten Orte sich verästeln. Einen weiteren Zuschuss enthält endlich das vordere Bogensystem aus einer kleinen medianen Zellgruppe in der untern Schlundganglienmasse (j). Diese ganz medianst gelegenen Bündel ziehen aufwärts, kreuzen sich oberhalb des Ösophagus und gelangen so, jeder auf der andern Seite in das obere Bogensystem. — In das Zentralganglion gelangt, wie ich bei Blatta gesehen habe, auch ein Bündel aus der obern Ganglienzellage des Antennalganglions (Textfigur 6 A. y).

Das Zentralganglion ist somit ein Gebilde, das eine grosse Zahl von Seitenästen oder auch direkter

Fortsätze der verschiedensten Gegenden in sich aufnimmt, die sich im Ganglion dann verästeln, aber in welchem nur wenig Nervenfasern sich völlig auflösen, wie dies übrigens schon von Berger erkannt wurde. Somit ist es ein Vereinsgebiet, ähnlich dem Vereinsgebiete am Bodenteil des sog. Zwischenhirns der Wirbeltiere, wie ich dies seiner Zeit dort ausführlich dargestellt habe (14).

Es besteht das Zentralganglion, wie bekannt, überall aus zwei Teilen, doch nach der Anordnung dieser bestehen zwei verschiedene Zustände. Bei Blatta und den beiden untersuchten Hymenopteren liegt einer unteren dunkleren Markmasse (Textfigur 6 A.; Fig. 7, 8, 14 cg) eine hellere kappenförmig auf. Die obere besteht aus Längsfasern von denen sich ein Teil, wie dies schon frühere Beobachter darstellen, bei manchen Formen wie Blatta, sich in eine mehr medianere Lage, im Querschnitt runder Bündel anordnen. Der untere Teil wird von einem feinsten Nervennetze gebildet. Zwischen den beiden Teilen finden sich kleinste Ganglienzellen, ebenso ventralwärts im untern Teil, wo auch ich übrigens bei Apis zwei nebeneinander liegende Längsbündel sah (Fig. 7), doch darüber nichts zu ermitteln vermochte. Eine dichte Neurogliahülle deckt von oben das Zentralganglion.

Der andere Typus des Zentralganglions findet sich bei den Libellen, wo ich bei Gomphus an Methylenblaupräparaten die Struktur ausführlicher verfolgt habe.

Es liegt hier das ganze Ganglion in einer Neurogliahülle (Fig. 28 nh), einer verdichteten Netzkapsel, die sich auch auf die eintretenden Bündeln einige Strecke in dieser Form fortsetzt. Es ist das Zentralganglion in einem äusseren Rindenteil (cg') und in einem in diesem liegenden Kernteil (cg) differenziert. Im Kernteil liegen zwei Schichten von Ganglienzellen, eine an der obern, die andere an der untern Fläche. Die obere Reihe zählt im Querschnitt stets drei Zellen, die Zahl der Zellen der unteren ist sieben oder acht. Es liegen somit diese Zellen in ganz bestimmter Anordnung. Sie besitzen zahlreiche Fortsätze, die aber alle kurz sind. Die der obern Reihe verästeln sich stets im Kernteil, ebenso die dorsalen Fortsätze der untern Zellen. Von den ventralen Fortsätzen der untern Reihe gelangen viele in den Rindenteil, in Folge davon sie länger sind, und verästeln sich dort im Nervennetz. Nie sah ich eine der Ganglienzellen, weder

in der obern noch in der untern Reihe, sich mit einer in das Zentralganglion tretenden Nervenfaser direkt verbinden. Diese lösen sich vielmehr oder doch ihre Nebenäste sowohl im Kern- als dem Rindenteil des Ganglions auf, wie dies übrigens die Abbildung deutlich wiedergibt. Jederseits ein lateral gelegenes Nervenbündel (vb) im Rindenteil gehört dem Schlundkommissuren-system (vb) an.

Hier möge noch das Antennalganglion und der Ursprung der Antennalnerven besprochen werden. In dem Antennalganglion nehmen die seit Leydig bekannten Glomeruli, selbst wenn sie noch so dicht aneinander liegen, eine kortikale Lage ein, wodurch das Innere des Ganglions von ihnen frei bleibt (Fig. 15 rechts). Dabei sind die Glomeruli einander gegenüber scharf abgegrenzt, mit einziger Ausnahme bei Carabiden vielleicht, wo die dorsaleren Glomeruli diese scharfe Abgrenzung nicht haben. Bei Blatta und auch anderen Arthropoden umgibt die Ganglienzellschichte das ganze Ganglion allseitig, indessen bei den Hymenopteren, wie schon oben mitgeteilt war, die Ganglienzellage die innere Seite des Ganglions frei lässt. Innerhalb des Antennalganglions befinden sich somit gar keine Ganglienzellen.

Bevor ich die inneren Zustände im Antennalganglion erörtern würde, möchte ich zuvor noch die noch nicht besprochenen Verbindungen des Ganglions erledigen. Es gelangen aus der Schlundkommissur Fasern in den Kernteil des Ganglions von der gleichen Seite. Bei Blatta ist es ein ganzes Bündel (Textfigur 7 fs) und es erweisen sich dann diese Fasern als Fortsätze von Ganglienzellen, die sich eben in dem interglomerularen Netze des Ganglions auflösen, denn nie kommt es vor, dass solche Verbindungen in einen Glomerulus geraten würden. Ausserdem verbindet sich das Antennalganglion auch durch Fortsätze aus seinen Ganglienzellen (Textfigur 16, 3) mit den untern Schlundganglien. Eine Verbindung zwischen den beiderseitigen Antennalganglien wird hergestellt durch die Antennalkommissur. In dieser verlaufen Fortsätze von Ganglienzellen der inneren Rinde (Textfigur 6 A cc) auf die andere Seite und verästeln sich dann zum Teil noch ausserhalb des Ganglions, doch im nächsten Bereich ihrer Zellage, zum Teil aber auch im Ganglion selbst. Es fällt hier überhaupt schwer zwischen den Ganglienzellen der obern

Hälfte und jenen der Pars intercerebralis lateralis eine Grenze zu ziehen, da ja beide zusammen eine Lage bilden. Darum glaube ich auch, dass die Verbindungen, welche diese Zellage betreffen, sich zum Teil auf das Antennalganglion beziehen. Ausser den bereits erörterten Verbindungen mit den Stielen der Globuli, gelangt dann ein Bündel in das Zentralganglion (y) und Ganglienzellfortsätze begeben sich in das hintere Bogensystem (hbs) und diese verästeln sich dann im jenseitigen Protocerebrum; ferner kommen Zellfortsätze von dort, wenigstens von derselben Seite (links) in die nächste Nähe der Antennalganglien-Rinde. Eine Verbindung des Antennalganglions mit den gleichseitigen Globulärhälften wurde öfter schon angegeben und zuletzt durch Kenyon

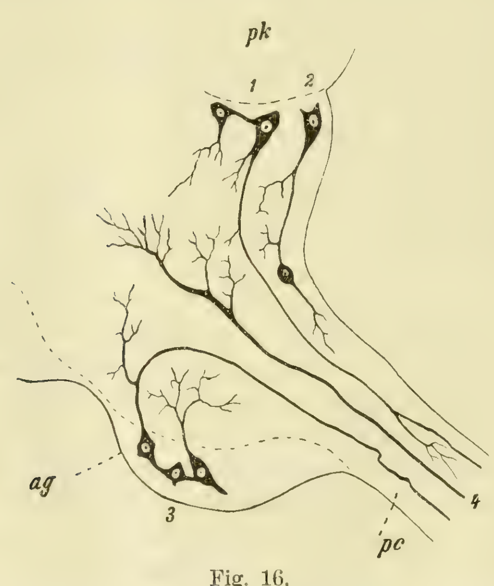


Fig. 16.

Aus einen Sagittalschnitt durch die untere Hälfte des Syncerebrums von Blatta; die eingetragene Ganglienzellen aus Methylenpräparaten. *ag* Antennalganglion; *pk* Globulus; *pc* Schlundkommissur.

vermittels der Chromsilber-Methode demonstriert. Es ziehen Ganglienzellfortsätze nach Kenyon (l. c. Taf, XVII oc[2], oc[3]) aus der obern Ganglienzellrinde des Antennalganglions, zuvor einen Ast in das Ganglion hinein abgebend nach oben in die Markmasse des Globulus. So habe ich es auch gesehen.

Es steht somit das Antennalganglion ausser mit dem der andern Seite in Verbindung:

1. mit der Pars intercerebralis anterior und zwar beider Seiten (Fig. 15), ferner mit den Globulis
2. mit dem ganzen übrigen seitlichen Teil des Protocerebrums.
3. mit dem Zentralganglion und durch dessen Vermittlung wohl auch mit optischen Zentren, ferner
4. mit den untern Schlundganglien und dadurch mit dem ganzen Bauchmark.

Aus dem Antennalganglion entspringen zweierlei Nervenfasern für den Antennalnerven. Erstens breitere Fasern direkt aus Ganglienzellen der Rindenzellen (Textfig. 6 A. b) und dann feinere aus den Glomerulis (a).

Bekanntlich ist der Antennalnerv der Tracheaten ein Nerv. der ausser den Riechnerven auch sensorische Fasern für die Antenne führt. Wie wir weiter oben gesehen haben, beschreibt Kenyon ausser seinem innern motorischen Antennalnerven, unserem Tritocerebralnerven, noch einen äussern motorischen Antennalnerven bei der Biene, der aber dem grossen Antennalnerven bloss fest anlagert. Die Fasern dieses motorischen Nerven verfolgte er weit hinauf in das Deutocerebrum (h. c. Taf. XX, 44). Mir ist es nicht gelungen dieses motorische Bündel je von dem Hauptnerv der Antenne zu trennen, weder bei der Biene und der Hornisse noch bei Blatta. Darum glaube ich eher daran, dass die oben angegebenen direkten Ursprünge von breiten Fasern aus Ganglienzellen im Antennalganglion motorische Fasern sind, während die von Kenyon beobachteten Fasern ähnliche Ursprünge aus dem anderseitigen Ganglion sind, Fasern die einen Ast in das Zentralganglion entsenden, mit der Hauptfaser aber in der Antennalkommissur kreuzen.

Für die sensorischen, nicht Geruchsfasern, wären aber jene in Anspruch zu nehmen, welche zwar aus dem Nervennetze des Antennalganglions, jedoch nicht aus den Glomerulis entstehen.

Jener stets für sich abtretende Nerv von Apis, dessen Fasern Kenyon hinter und ausserhalb des Antennenganglions sich aufsplittern sah, und die darum nur sensorische Fasern sein können, ist das Homologon des Tritocerebralnerven von Blatta. Ich habe seine Fasern immer im Tritocerebrum

aufsplittern sehen, ohne dass je eine mit einer Ganglienzelle sich verbunden hätte.

Das genaue Verhalten der Riechwurzeln im Sehganglion verfolgte ich auf Osmium- und Methylenpräparaten. Osmiumpräparate (mit Holzessigbehandlung) erwiesen sich für das allgemeine Verhalten vortrefflich bei Apis. Es wurde da die ganze Nervenwurzel (Fig. 19) schön gebräunt.

Es verlaufen die Nervenbündel im Nerven (an) nicht in paralleler Anordnung, sondern stellen Gruppen dar, die sich an der Wurzel kreuzen. So gelangen sie in das Ganglion und umgreift je ein solches Bündel ein Glomerulus, wobei ein Teil dieses für den Eintritt der Ganglienzellfortsätze frei bleibt (gl). Manche Bündel müssen noch weit im Ganglion hinziehen (n) bevor sie ihr Endziel erreichen. Die freigelassene Seite des Glomerulus wird dann von Ganglienzellfortsätzen umschlungen (gz). Es treten somit nicht nur viele Einzelfasern an einen Glomerulus, sondern auch mehrere Ganglienzellfortsätze.

Methylenpräparate ergänzen dann dies verhältnissmässig noch allgemeine Bild. An solchen (Fig. 18) zeigt es sich, dass die Ganglienzellen in der Zellrinde eine ganz bestimmte Anordnung einhalten und von einander zwar nicht scharf gesonderte Gruppen (I, II) bilden, deren Zusammengehörigkeit aber dadurch, dass jedesmal eine solche Gruppe ihre langen zentralwärtigen Fortsätze in derselben Nische zwischen mehreren Glomerulis (gl) in den Kern des Ganglions gelangen lässt, zum Ausdruck gelangt; und doch gelangen diese Fortsätze einer Gruppe nicht bloss in ein Glomerulus. Diese Zellen sind dann in Folge ihres kräftigeren zentralen Fortsatzes mehr weniger birnförmig und verbinden sich vielfach miteinander oder mit andern Zellen, die möglicherweise nur Verbindungszellen sind und dann keinen Zentralfortsatz besitzen. Ich möchte diese Frage unentschieden lassen. Wie überall in der Zellrinde des Syncerebrums, sendet die zarte Neurogliahülle Fortsätze in das interganglionäre Netz der Zellenschichte (ng') und dieses seinerseits verbindet sich vielfach mit der innern, verdichtet netzförmigen Hülle (ng), die wie überall, die Ganglienzellage vom Markteile unvollkommen trennt. Von hieraus setzt sich das Neuroglianetz mit der innern Hülle, die doch einen Teil von ihr ist, in den Mark, d. h. zwischen

die Glomerula fort, doch ob auch in diese, konnte ich mit Sicherheit nicht feststellen. Es scheint mir vielmehr, dass die Neuroglia überall bei den Tracheaten, wo es zu inneren dichteren Nervennetzen gelangt, wie oben in den Glomerulis, dort fehlen würde.

Nachdem das Bündel der zentralen Ganglienzellfortsätze in das Mark gedrungen, gehen die Fasern auseinander, überall die Zwischenstellen durchsetzend. Auf diese Weise gelangen die einzelnen Fasern eines Bündels zu verschiedenen Glomerula und da jeder Glomerulus die Fortsätze mehrerer Zellen aufnimmt, so steht es zu mehreren Zellgruppen in der Rinde in Beziehung. So gelangt aus der Zellgruppe II die Zelle 1 zu einem weiter entfernt gelegenen Glomerulus, 2 zu einem rechts (auf dem Schnitte) vom Bündel gelegenen, 3 zum linkseitigen. Sobald die Faser den Glomerulus berührt, teilt sie sich sofort in Äste auf (4), die dann schalenförmig ein Stück von ihm umgreifen und mit ihren Endästen in das feine Nervennetz des Glomerulus aufgehen. Es ist dies ein sehr kennzeichnendes Verhalten. Ähnlich verhalten sich die aus dem Glomerulus sich sammelnden, oder was daselbe ist, sich dort auflösenden peripheren Nervenfasern (n).

Somit entspringt jede Riechfaser des Antennalnerven direkt aus dem Nervennetze des Glomerulus und zwar viele aus einem. Sie stehen nur durch Vermittlung des Glomerulus-Nervennetzes mit den Fortsätzen der Ganglienzellen in Verbindung. Hierin zeigt sich somit etwas gleiches, wie es in den Riechglomerulis der Neochordaten bekannt ist, doch ist im letzteren Falle das Verhalten der Einzelfaser distinkter.

Bevor ich diesen Abschnitt abschliesse, möchte ich noch einige Beobachtungen über den Zusammenhang des Syncerebrums mit dem unpaaren Darmnerven mitteilen.

Wie ich schon weiter oben mitgeteilt habe, hängt das vorderste Ganglienpaar mit dem Syncerebrum nicht bloss durch eine Wurzel, sondern durch zwei sehr kurze Verbindungen zusammen. Zwischen den beiden Wurzeln (Fig. 25) geht ein Trachealzweig bei Blatta, auf die sich meine Beobachtungen beziehen, durch. Auf das erste Ganglienpar folgt das zweite und dann jederseits die Verbindung mit dem unpaaren Nerven.

Aus der Ganglienzellrinde des Syncerebrums, also aus dem ventralen Teil der Pars intercerebralis anterior, gelangen Ganglienzellfortsätze in das erste Ganglion (1, 2, 3), während die anderen Fortsätze dieser Zellen entweder sich mit anderen benachbarten Zellen verbinden, Verbindungsfortsätze sind, oder im Nervennetze des Syncerebrums aufgehen. Die in das erste Ganglion ziehenden Fortsätze lösen sich stets in diesem Nervennetze auf, das ja mit den Netzfortsätzen der sich dort befindenden Zellen zusammenhängt. Die eigentlichen Fasern für den unpaaren Nerven entspringen nur aus Ganglienzellen der beiden Ganglien (4, 5), ebenso jene für den peripheren Nerven (m) aus dem zweiten Ganglion (6). Es gelangen aber auch Fasern vom unpaaren Nerven her in die Ganglien, um sich in ihnen zu verästeln (7). Von den Ganglienzellen in den Ganglien gelangen Fortsätze in das Syncerebrum, wo sie sich im Marke auflösen. Ein direkter Ursprung findet somit für Fasern des unpaaren Nerven im Syncerebrum nicht statt und der Zusammenhang der Ganglien wird durch das Netz vermittelt, nicht aber durch direkte Verbindungen zwischen Ganglienzellen.

Ganglienzellen und Neuroglia.

Die von mir von Anfang an, schon von 1881 her, verteidigte, später auch auf die Chordaten von mir angewandte Lehre vom Vorhandensein des Zusammenhanges der Ganglienzellen untereinander, direkt auch mit Ausschluss des zentralen Nervennetzes, — was nun allmählich zugestanden wird, nachdem die ominöse Neuronentheorie nur noch die Befangenen beseelt, — hat sich auch für die Tracheaten bewahrheitet im Syncerebrum. Ich betone letzteres „im Syncerebrum“ ausdrücklich, da in den Bauchganglienknoten vielfach sich auch Zellen finden, die infolge sekundärer Zustände, wie ich dies seiner Zeit ausführlichst erörtert habe (15, pag 117), nur einen zentralen Fortsatz besitzen, welcher ausser dem Hauptfortsatz noch Netzfortsätze in das zentrale Nervennetz entsendet, so den Zusammenhang wahrend. Für solche Zellen haben Retzius, Bethe u. A. gleichfalls den Nachweis erbracht. Immerhin hat es mich sehr überrascht, dass solche direkte Zellverbindungen selbst dort bestehen, wo die Zellen ganz fest aneinander liegen, wie u. A. im Globulus, und wo man so was nicht vermutet hätte.

Ich kenne keine Härtungsmethode, bei der, selbst mit der grössten Vorsicht durchgeführt, zumeist nicht eine, wenigstens geringe Schrumpfung der Ganglienzellen eintreten würde. Die geringste Schrumpfung erzielte ich aber mit Formolhärtung, wenn die Nachbehandlung mit Alkohol sehr vorsichtig, gradatim mit dem Alkoholgehalt, erfolgte. Dann füllte die Ganglienzelle beinahe die neuroglialen Maschen (Fig. 6 ng) aus. Aber auch in solchen Fällen lassen sich ganz kurze Verbindungen (v) zwischen benachbarten Zellen erkennen und die Länge dieser muss im Leben noch unbedeutender sein. Dies bezieht sich ja freilich nur auf Verbindungen benachbarter Zellen, denn auf längere Verbindungen, die selbstverständlich stets eine gewisse Strecke beschreiben müssen. Es wäre aber auch leicht denkbar, dass nicht jede Ganglienzelle ihre Neurogliamasche im Leben ausfüllt, dies ist sogar wahrscheinlich, denn manchmal fand ich neben solchen Zellen (an Methylenpräparaten) die ihre Netzräume ausfüllten auch solche, die dies nicht taten (Fig. 21). Sicher ist es nur in der Zellage des Globulus, dass die Zellen fest aneinander liegen, und in solchen Fällen handelt es sich tatsächlich nur um Interzellularbrücken zwischen den Zellen. Diese Brücken müssen sich bei der Härtung naturgemäss etwas verlängern, infolge der Zellschrumpfung. Überall im Syncerebrum sind die Zellen mit benachbarten verbunden, was am besten die naturgetreue Abbildung eines Methylenpräparates vergegenwärtigt (Fig. 20 auch Fig. 18).

Ursprünglich bestand ja der Zellverband im primärsten Nervensystem, nur durch die Interzellularbrücken und aus diesen entfalteten sich längere Verbindungen durch Auseinanderrücken der Zellen. Eine Verästelung der Zellbrücke erzeugte das feinere Nervennetz. Dies bestätigt sich denn auch bei den Tracheaten, indem auch innerhalb der Zellenlage sich solche perizelluläre Netze finden (Fig. 21 zn), die sich dann vielfach in das zentrale Nervennetz des Markes fortsetzen (Fig. 20 f'). Diesem perizellularem Netze kommt aber nicht jene grosse Verbreitung in der Zellschichte der untersuchten Tracheaten zu, wie den direkten Zellverbindungen und hat es auch eine mehr zentrale, dem Marke zugekehrte Lage. Es gelangt aber in ihm nie zu einer so feinen Zersplitterung, wie im zentralen Nervennetze (zn). Dieses ist stellenweise sehr fein, am zartesten wohl in den

Glomerulis des Antennalganglions, in den Stielen der Globuli bei Hymenopteren und in den beiden Marklagern des Sehganglions. Es lässt sich überhaupt der Satz aufstellen, dass je mehr für gewisse Funktionen ein Marklager sich differenziert, um so feiner ist sein zentrales Nervennetz. Dies hat für das ganze Tierreich Geltung und ich erinnere nur an die Kleinhirnrinde der Neochordaten.

Es besitzen die Tracheaten eine sehr vollkommene Neuroglia, ohne dass es jedoch bei ihnen auch stellenweise zur Entfaltung grösserer Neurogliazellen käme. Vielmehr sind die das Netz bildende Zellen bei den untersuchten Formen (Apis, Vespa, Blatta, Musca, Eristalis, Lithobius, Julus) wenigstens ziemlich gleich gross und so ist es auch bei den Isopoden. Dabei liegen die Zellen nicht so dicht, dass etwa auf jeden Knotenpunkt ein Zellkern entfallen würde (Fig. 21—23). Dieses Netz hängt mit der äusseren Neurogliahülle, die ja nur ein Bestandteil von ihm ist und der ja auch die Membran unter der Sehschichte (a) zuzurechnen ist, durch Fortsätze zusammen. Es wäre dann die Neurogliahülle als aus einem verdichteten Netze entstanden zu denken, das aber um das Zentral-Nervensystem nicht mehr durchbrochen ist, und nur unter der Sehschichte die Durchbrechungen behält. Grosse Durchbrechungen für die Tracheen und Gefässe erhalten sich, ohne dass mit diesen Bestandteilen mesodermales Bindegewebe von aussen mit in das Zentral-Nervensystem gewandert wäre. Auch setzt sich die Neurogliahülle, wie überall wo sie im Tierreich vorkommt, auf die peripheren Nerven fort, und auch das modifizierte Netz greift zwischen die Nervenbündel ein.

Es durchzieht das Neuroglianetz das ganze zentrale Nervensystem und dürfte möglicherweise nur in stark verdichteten Markmassen fehlen.

Am weitesten ist das Neuroglianetz in den Ganglienzellschichten, wo es für die Ganglienzellen geradezu ein Fachwerk bildet (Figg. 6, 18, 20, 21 ng), wobei es aber zu keiner vollständigen Umhüllung der Ganglienzellen kommt. Obgleich die Maschen auch manchmal breitere Platten (Fig. 23 c′) bilden, so bleibt das ganze doch ein Netzwerk.

An verschiedenen Stellen bildet nun die Neuroglia eine dichtere Schichte, die sich auf Schnitten wie Membrane aus-

nehmen. So gelangt es zu einer solchen Membran zwischen der zweiten und dritten Schichte im peripheren Teil am Sehganglion (Fig. 23 b), zwischen Ganglienzellschichte und Mark (Fig. 20 ng), um die Marklage und Stiele der Globuli, um das Zentralganglion, sowie um manche dickere Nervenbündel im Syncerebrum. Zu Septen gelangt es in der Ganglienzellage des Globulus, wobei diese Septen ja auch mit dem übrigen Neuroglianetz dortselbst zusammenhängen.

Die Zellkerne im Neuroglianetz sind nicht nur stets kleiner, wie jene selbst der kleinsten Ganglienzellen, sondern unterscheiden sich von diesen ausserdem durch die mehr weniger oblonge Form und durch reicheren Chromatingehalt.

Die Weigert'sche Hämatoxylinfärbung zeigte in dem Netze zwischen der Ganglienzellage, sowie überall wo das Netz sich verdichtet, deutliche Fibrillen um die Zellkerne herum, die an der Peripherie der Zellen gelegen sind, wie dies H. Joseph (27) für Chätopoden darstellt und H. v. Mack (33) für Sipunculus feststellte. Ebenso wie bei diesen Vermiden, hängen auch hier diese Fibrillen untereinander nicht zusammen, sondern berühren sich bloss. Sie setzen sich einzeln auf die Maschenfäden des Netzes fort, wo sie öfter die Maschenfäden allein zu bilden scheinen, doch in Wirklichkeit sich dort neben ihnen noch die Zellensubstanz erhält.

Darüber bin ich mir nicht klar geworden, ob die fibrilliäre Struktur sich auch im Neuroglianetze der Marksubstanz, soweit es sich nicht um die Verdichtungen handelt, wo ja die fibrilliäre Struktur sich deutlich zeigt, erstreckt. Denn wenngleich ganz kurze Fibrillen sich auch stellenweise dort zeigen, im allgemeinen gelangte dies nicht zur Darstellung. Ebensowenig gelang mir dies zu beobachten an der den Tracheenstämmen anliegenden Neuroglia.

Es ist die Neuroglia überall im Tierreiche ektodermalen Ursprungs, worüber heute kein Zweifel bestehen kann; sie entwickelt sich aus derselben Anlage wie das Nervensystem. Anderes Stützgewebe findet sich aber im Zentralnervensystem der Tracheaten nicht vor und darum ist es mir nicht recht klar, wie unlängst V. Bauer (3) zur Ansicht gelangte, die Neuroglia (Hüll- und Zwischengewebe") im Zentralnervensystem entstehe bei den Insekten durch Einwanderung von Bindegewebszellen aus der Leibeshöhle. Diese Zellen sollen nach Bauer namentlich an den

nervösen Endorganen eindringen in das zentrale Nervensystem. Dann sollten sie zentripetal wandern, sich vermehren und mit einander anastomosierend, die Ganglienzellen umhüllen. Bauer stellt die ausführliche Arbeit in Aussicht und daraus wird wohl zu ersehen sein, wie weit er im Rechte ist. Ich zu meinem Teil kann mir nicht vorstellen, dass die Neuroglia bezüglich ihrer Bildung bei den Insekten einen solchen Unterschied von andern machen würde, wobei daran zu erinnern ist, dass bei den Chaetopoden, sie sich noch in Zusammenhang mit dem Ektoderme zeitlebens erhält, wie dies am schlagendsten H. Joseph (l. c.) nachgewiesen hat, und bei anderen Tieren (so den Chordaten) die ontogenetische Abstammung aus dem Ektoderme auch zweifellos ist.

Vielleicht handelt es sich bezüglich jener aus dem Coelom ins Nervensystem eingewanderter Zellen um Phagocyten, wie ja der rasche Zerfall der larvalen Ganglienzellen es erheischen würde und blieben möglicherweise solche Zellen dann als Pigmentzellen an gewissen Stellen des Zentralnervensystems zeitlebens in diesem. Ich erinnere nur daran, dass u. a. bei Coleopteren Berger Pigmente in der periphersten Lage des Sehganglions beschrieben hat und ich solches auch bei der Libelle beobachtet habe. Nur fehlen mir darüber zuverlässige Beobachtungen, ob jene Pigmente der Neuroglia angehören oder vielleicht Zellen, die der Neuroglia bloss anlagern. In diesem Falle, wie denn auch möglicherweise an anderen Stellen des Zentralnervensystems von mir nicht untersuchter Formen, wären dann Mesodermzellen im Zentralnervensystem doch vorhanden, auf die sich Bauers Beobachtung dann beziehen dürfte.

Allgemeine Betrachtungen.

Das Syncerebrum der Tracheaten besteht aus drei Abschnitten, dem Proto-, Deuto- und Tritocerebrum, welche drei Abschnitte aber bereits bei den Myriopoden jederseits zu einem einheitlichen Ganzen verschmolzen sind. Diese drei Abschnitte sind dadurch gekennzeichnet, dass sie drei Sinnesphären entsprechen, nämlich das Protocerebrum jener der Scheitel- und Komplexaugen, das Deutocerebrum jener der Antenne und das Tritocerebrum der des Kopfsinnesorganes (Tömösvary'sche Organe). Ausserdem zeigt es sich, dass das Protocerebrum ein Intelligenzgebiet weiter entfaltet, jenes der Globuli, dass dieses Gebiet aber schon bei

den Myriopoden kein beginnendes ist und bei den einzelnen Abteilungen verschiedengradige Entfaltung aufweist; der höchstgradigen bei solchen, die infolge des Zusammentuns zu einem Tierstaate höhere intelligente Fähigkeit entfalten müssten, also bei den Hymenopteren. Das letztere zeigt sich auch schon bei Blatta, wo zwar kein Tierstaat besteht, doch ein gewisses Zusammenhalten der Individuen sich findet.

Es zeigt sich ferner, dass auch bei den Branchiaten jene nicht ganz primären, doch verhältnismässig primären myriopodenartige Zustände sich vorfinden, dass somit etwas Kongruentes sich äussert. Von da aus sind aber dann die Branchiaten auch bezüglich ihrer Hirnentfaltung eigene Wege gegangen, durch gleiche Bedingungen ähnliche doch nicht immer gleiche Ergebnisse wie bei Tracheaten erlangend. Schon bei den Isopoden zeigte es sich, dass die Globuli hinter das Sehgebiet des zukünftigen Komplexauges gelangen, welches Verhalten bei den Thorakostraken dann sich in noch höherem Grade äussert, denn die Globuli liegen nun weit hinter den Augenstielen.

Gewiss wird der Vormyriopodenzustand noch viel mehr Ähnlichkeiten zwischen den beiden Abteilungen, den Tracheaten und Branchiaten aufgewiesen haben, als der Myriopoden-isopodenzustand, was wir aus dem Vorhandensein gewisser Nerven am Syncerebrum der höheren Krebse erschliessen, die von gemeinsamen Ahnen mit Tracheaten ererbt, bei den Tracheaten aber zum Teil rückgebildet wurden. Ich erinnere an den Oculomotorius der Thoracostraken, der doch unmöglich aus dem rein sensiblen Sehgebiet sich hat entfalten können und bei den gemeinsamen Ahnen bestanden haben musste. Weniger verlegen bin ich bezüglich des Tegumentalnerven der Thoracostraken. Dieser liegt etwas über und medianwärts vom Antennalganglion bei Astacus. Seine Verschiebung von lateralwärts nach hinten ist leicht denkbar und möglich wäre es, dass er dem Nerven des Kopforganes der Myriopoden entsprechen würde, welcher Nerv sich bei Blatta erhält und bei der Biene in jenem von Kenyon als „innerer motorischer Nerv der Antenne“ bezeichneten Nerven zu suchen ist. Der Schwund jenes Organes scheint auch den allmählichen Rückgang des Tritocerebrums bei Tracheaten veranlasst zu haben. Es wurde zu einem Interkalarstück ohne weiterer höherer Bedeutung. Und nur unter

Bezugnahme auf den Ausfall gewisser Nerven am Syncerebrum lässt sich auch der Vergleich des Syncerebrums der Arthropoden mit jenem der Anneliden durchführen.

Labium, Mandibel, Maxillar und Labrum sind weitere sekundäre Angliederungen an den Kopf. Nur die Extremitätenpaare der sich angegliederten Segmente, also die ventralen Teile dieser gelangen dabei als Mundorgane zu höherer Bedeutung nicht aber die dorsalen Abschnitte der Segmente. Es zeigt sich dann hier etwas Ähnliches wie bei der Angliederung von Somiten an den Kopf der Neochordaten: während die ventralen Teile als Kiemenbögen zu höherer Entfaltung gelangen, verstreichen die dorsalen als Interkalarstücke zum Teil. Ob freilich bei den Tracheaten dieser dorsale Schwund jenen hohen Grad wie bei den Neochordaten erreicht hat, ist höchst fraglich für den mandibularen Teil, weniger für den maxillaren und labialen Abschnitt.

Es rücken die Kauorgane weiter frontalwärts, was bei blattaähnlichen Zuständen noch geringer ist wie bei bienenähnlichen, wo die untere Schlundganglienmasse mit dem Syncerebrum verschmilzt.

Dies war der phyletische Weg, den die Kopfentfaltung der Tracheaten gewandert: im Allgemeinen.

Im Protocerebrum befindet sich naturgemäss das primäre Vermidencerebrum (Archicerebrum), das erste, nur einem Segmente angehörende Ganglienpaar, das auch bei den Anneliden als solches nicht mehr für sich erhalten ist, und somit das Protocerebrum aus mehreren segmentalen Abschnitten entstanden zu denken ist.

Ein Vergleich des Myriopoden-Syncerebrums mit jenen der Chätopoden ergibt etwa folgendes. Ersteres setzt sich ontogenetisch zusammen: 1. aus dem Clypeus mit dem Archencerebron, dann 2. aus zwei präoralen Segmenten, welche Frontallappen und Sehganglion liefern; 3. einem interkalaren präantennalen und einem antennaleren Segment, das der entsprechende Gehirnteil, das Deutocerebrum wäre und 5. aus dem zweiten antennalen Segment mit dem Tritocerebrum. Sechs Segmente würden somit in dem Syncerebrum der Myriopoden enthalten sein. Demgegenüber weisen

die Chätopoden niederere Zustände auf, indem bei ihnen nur drei oder höchstens vier Segmente in das Syncerebrum aufgenommen wurden: In das Tentacularganglion das erste präorale Segment, in das Mittelhirn das zweite präorale Segment und in das Dorsalganglion das dritte, möglicherweise vierte darauffolgende. Das Tentacularganglion der Chätopoden wäre somit dem Archicerebrum der Myriopoden gleichzustellen, indessen das Mittelhirn jener, das ja die Sehsphäre in sich fasst, nur einem Teil der Sehsphäre (Frontallappen-Sehganglion) der Myriopoden gleichkommt, da in die Sehsphäre dieser noch ein zweites (das dritte) Segment mit einbezogen ward. Im Dorsalganglion der Chätopoden mit dem Nuchalorgan befindet sich das dritte und vielleicht auch vierte Segment. Letzteres vorausgesetzt, würde das Dorsalsegment der Summe, des dritten Segmentes und des interkalaren Präantennalsegment der Myriopoden entsprechen. Dem ersten und dem zweiten antennalen Segment, dem Deuto- und Tritocerebrum mit Antennalnerven und den Nerven für das Kopforgan (Tömösvary'sches Organ) entspräche aber bei den Anneliden nichts, es wäre die Einbeziehung dieser Segmente in das Syncerebrum etwas durch Zwischenglieder zwischen Chätopoden und Arthropoden Erworbenes (soweit Tracheaten und Branchiaten in Betracht kommen), was auch das relativ spätere ontogenetische Einbezogenwerden des zweiten antennalen Segmentes bei Phyllopoden beweist. Es würde dann für die Tracheaten von Bedeutung sein, zu erfahren, ob die Onichophoren dieses von Phyllopoden erreichte Stadium schon erworben oder ob es erst mit den Myriopoden eingeleitet ward. Denn die Angaben Kennels (28), wonach das Gehirn von Peripatus aus dem „Kopfsegment", welches das Sehzentrum und Antennalganglion liefert, und dem ersten thoracalen gebildet wird, befriedigt nicht. Es würde dann nicht nötig sein, das Tömösvary'sche Organ einer zweiten Antenne der Branchiaden gleichzustellen, sondern je nach dem Ergebnis bei den Onichophoren aus vorhandenen Gebilden dort abzuleiten sein oder falls diese jenes Segment schon in das Syncerebrum mit einbezogen, anzunehmen sein, dass sowohl die zweite Antenne, als auch das Tömösvary'sche Organ gleichen Ursprung von Chätopoden her haben. Nach den Verhältnissen wie sie heute bekannt sind, könnte man aber nie an eine Ableitung dieser

Gebilde vom Nuchalorgane der Chätopoden denken, da jenes weiter nach vorne liegenden Segmenten angehört.

Die Auffassung, dass dem Tritocerebrum nur jenes Gebiet zuzurechnen sei, welches unmittelbar dem Deutocerebrum anlagert und einem Nerven den Ursprung gibt, ist motiviert durch den Umstand, dass dieses Segment noch einem ursprünglich präoralen Gebiet angehört gleich dem übrigen Protocerebrum. Sein Anschluss an das übrige Syncerebrum gehört somit einer früheren Periode an, als der des unteren Schlundganglions. Noch bei Orthropteren zeigt sich ein gewisses Getrenntsein meines Syncerebrums vom unteren Schlundganglion oder mit anderen Worten: der Anschluss meines Tritocerebrums an die vorderen zwei Abschnitte des Syncerebrums bezeichnet eine Etappe, die noch innerhalb der Gruppen zum Ausdruck gelangt (Myriopoden, Orthropteren). Demgegenüber gehört der Anschluss der Subösophagealganglienmasse an das Syncerebrum einer Periode an, die sich erst später einstellte. Um auf eine konvergente Erscheinung hinzuweisen, möchte ich diese Anschlussperiode des durch mich als Tritocerebrum bezeichneten Abschnittes mit jenem des Vagus und der entsprechenden Somiten der kranioten Neachordaten vergleichen, welcher Anschluss bei den Cyclostomen noch unvollständiger als bei den Gnathostomen ist. Darauf folgt die postvagale Angliederung (Hypoglossus).

Wie gezeigt wurde, werden die Scheitelaugen der Tracheaten, und so wird es sich wohl auch für die Stirnorgane der Branchiaten herausstellen, von Nervenfasern innerviert, die aus dem hinteren Teil des intercerebralen Gebietes entstammen. Dieses hinterste Protocerebralgebiet kann nur dem letzten, also dritten Segmente des Protocerebrums zufallen, und dem dritten Segment gehört auch das Nuchalorgan der Chätopoden an. Während dann das Dorsalganglion der Chätopoden sich mit einem relativ späteren Verlust (Scolopendra) des vierten Segmentes sich bei Tracheaten und Branchiaten weiter erhalten würde, wäre eine Ableitung der Scheitelaugen und der Stirnorgane vom Nuchalorgan der Chätopoden vielleicht möglich.

Was nun das Archicerebrum betrifft, so dürfte es in den Tentakelganglien der Chaetopoden und von Sipunculus, wo es auch vorkommt nach Ward (46), zu suchen sein. Aus diesen

kleinzelligen Ganglien, die im vordersten Teil des Syncerebrums der Chaetopoden liegen, entspringt wie ich seiner Zeit gezeigt, direkt je ein Tentakularnerv (15). Racovitza (38) bezweifelt die Einheitlichkeit dieses Ganglions auch bei den von mir untersuchten Formen (Lepidasthenia und Nereis Costae) indem er auch auf eine meiner Figuren hinweist, die eine Teilung in zwei hintereinander gelegenen Portionen darstellt. Er zeigt für andere Formen (Nereis Dumerelli u. A), dass das Ganglion in eine obere und untere Hälfte abgeteilt sei und aus der obern der Antennalnerv, aus der untern aber der Palparnerv abgehe. Diese Zweiteilung ist sicherlich nicht so streng durchgeführt bei den von mir untersuchten Formen. Wenn man dazu noch in Betracht zieht, dass diese Ganglien auch bei Nereis Dumerelli (s. seine Fig. 36) sehr fest sich aneinander schmiegen, ferner dass ja diese beiden Teile aus einem Segmente, dem ersten nämlich, herstammen, und noch dazu, dass durch die Innervierung zweier, allmählich sich entfalteten, dann aber stark differenzierten Kopforgane wie Palpe und die Chaetopodenantenne sind, auch im Zentrum eine Differenzierung früher bestandener Einheit wohl leicht eingeleitet und durchgeführt werden konnte, so wird man der angegebenen Trennung keine tiefere Bedeutung zuschreiben. Ich vermag es wenigstens nicht.

Mit der Rückbildung von Palpe und Chaetopodenantenne, denn letztere könnte nach der Ontogenese mit einer Antenne eines Arthropoden kaum gleich gestellt werden, war auch das Schicksal ihrer Nerven entschieden. Demgegenüber erhält sich aber ein Kopfhautnerv den ich als den Nerven zur dorsalen Kopfhaut bezeichnet hatte (15, Fig. 24 n) und der auch bei den Anneliden von hinteren Bezirken seinen Ursprung hat, gleich jenem feinen Nerven zwischen Opticusganglion und Globulus der Tracheaten. Dieser entspringt wie Kenyon gezeigt hat (l. c. Taf. XVII s. nv) aus dem Deutocerebrum, wenn nicht aus dem Tritocerebrum. Er hat sich somit beidesmal sekundär dem Protocerebrum angeschlossen. Dann würden aber die Tentakelganglien ohne Nerven vererbt worden sein auf die genannten Arthropoden. Dass aber den sogenannten Antennalganglien der Chaetopoden eine viel grössere Bedeutung zukommt, wie der Ursprung zweier Nervenpaare, dafür spricht die immense Fasernmasse, die ihnen angehört und sie mit dem übrigen Syncerebrum

verbindet (s. meine Fig. 1. l. c.). Die topograhische Lage, sowie die Struktur und die Phylogenese dieser Ganglien lässt mich aber trotz Racovitzas Einwände zu keiner andern Meinung kommen, als zu der, die ich vor vierzehn Jahren vertreten, nämlich, dass sie homologe Gebilde mit den Globulos der Tracheaten und Branchiaten sind.

In dieser Meinung werde ich noch bestärkt nach dem Verhalten bei niedern Formen nämlich dem bei Myriopoden und Isopoden. Vollends als abgemacht halte ich in meinem Sinne diese Frage nachdem bei Onichophoren das Vorhandensein der Globuli nachgewiesen ist durch St. Remy (39). Mit einem Worte, ich betrachte die Globuli als einen Bestandteil des Urganglionpaares des Archicerebrums der Turbellarien und Mollusken und homolog mit den sog. Antennalganglion der Chaetopoden; ich betrachte sie als Intelligenzsphäre ersten Ranges, die mit den höheren Forderungen bei den Arthropoden polyphil zu höherer Gestaltung gelangt sind.

Das Antennalganglion der Arthropoden muss ursprünglich noch einem präoralen Bezirke angehört haben, was daraus hervorgeht, dass seine Kommissur über dem Ösophagus lagert. Dies wäre unmöglich, falls das Antennalsegment einem postoralen Segmente angehören würde, es müsste dann der Annahme Raum gelassen werden, dass es sich in jener Kommissur um eine solche über dem Darme der nicht gegliederten Vermalien handelt, während die entsprechend ventrale sich rückbilde. Ich glaube aber, dies hiesse der Spekulation mehr gewähren, als tunlich. Es geht die Zugehörigkeit des Antennalganglions zu einem praeoralen Segment aber auch aus den Zuständen der Onichophoren hervor, wo bekanntlich das Antennalganglion nicht nur dorsal gelegen ist, sondern lateralwärts fest dem Globulus anliegt. Ontogenetisch ist es der vorderste Abschnitt des Gehirns, wie Kennel es darstellt (28 pag. 28) und gehört mit dem Sehgebiet und Globuli dem „Kopfsegment“ an. Dieses besteht aus zwei „Kopfanschwellungen“, von welcher die vordere das Antennalganglion liefert. Darum ist es schwer zu verstehen, wie bei den Myriopoden schon das Antennalsegment ein hinteres ist. Es müssen hier wohl schon starke cänogenetische Zustände sich eingestellt haben, doch scheint mir auch die Annahme solcher die Sache nicht zu erklären. Gewiss scheint es mir, dass das Antennal-

ganglion Verschiebungen erlitten hat. Nur die vergleichende Ontogenese, wobei jene der Onichophoren einer Neubearbeitung bedarf, wird hier Klarheit schaffen.

Die Augenpaare der Chaetopoden lagern dem Gehirn fest an, zu einem Sehganglion kam es somit bei ihnen nicht. Etwas nur entfernter, immer noch nahe genug liegt das Augenpaar bei Onichophoren. Darum gelangte es auch hier nicht zur Ganglienbildung. Mit der von mir vorausgesetzten Ausbreitung des Becherauges, mit Einbusse der Linse, bei den zwischen Onichophoren und Tracheaten gestandenen Formen, entfernte sich die Sinnesfläche etwas mehr vom Gehirn. So auch bei den Branchiaten. Mit der Entfaltung der Sinnesfläche zu Becheraugengruppen wurde diese Entfernung noch grösser, worauf ja die Zustände mancher Myriopoden (Julus) und der Isopoden hinweisen. Wenn diese Entfernung nun auch nicht der direkte Grund zur Differenzierung von zentralen Zentren zu Sehganglien sein konnte, so gewährte sie doch den Raum dazu. Der erste Anstoss zur Sehganglienbildung lag vielmehr in der Differenzierung der Augenfläche und wurde mit der Entfaltung des Komplexauges gefördert. Dadurch wurden noch anfangs zentrale Teile (Blatta) mit in das Ganglion aufgenommen, um mit der weiteren Entfernung des Auges vom Gehirne auch das innerste Zentrum mit in das Ganglion einbezogen (Thoracostraken).

Mit vorliegender Abhandlung schliesse ich im allgemeinen wenigstens meine vor zwanzig Jahren begonnenen, auf fast alle grösseren Abteilungen der bilateren Metazoen ausgedehnten Studien über das Zentralnervensystem ab, was ich aber nicht tun möchte, ohne auf ein höchstungerechtfertigtes Vorgehen von Seiten anderer hinzudeuten. Der, welcher durch zwanzigjährige Studien die Kontinuität im Nervensysteme errungen, wird heute, wo endlich diese allmählich zugestanden zu werden anfängt, einfach bei Seite geschoben, nachdem er vordem in dieser Sache vielfach bekämpft wurde. Dies geschieht von manchen Seiten und vielfach von solchen, die als Anfänger auf dem Gebiete der Nervenforschung gelten. Solchen schülerhaften Leistungen gegenüber verhalte ich mich recht gleichgültig, doch nicht solchen gegenüber, die auf

ihre Leistungen höhere Ansprüche erheben. Ferne sei es mir, mich pro domo in eine persönliche Polemik einzulassen, ich appeliere vielmehr nur an das Gerechtigkeitsgefühl der Tüchtigeren!

Heidelberg, im Juli 1904.

Nachtrag.

Das Manuscript vorliegender Abhandlung war bereits abgegeben, als V. Bauers ausführliche Arbeit (Zur inneren Metamorphose d. Zentralnervensystems der Insekten. Zoolog. Jahrbücher, Bd. 20, Heft 1, 1904) in meine Hände gelangte. Bauer gelangt zu dem Ergebnis, dass die Neuroglia, er nennt sie imaginales Bindegewebe, teilweise durch Vermehrung larvaler Zellen der Anlage des Zentralnervensystems, teilweise aber durch Einwanderung neuer Elemente von aussen, aus der Leibeshöhle nämlich, entsteht. Darnach müsste somit nach Bauer die Neuroglia doppelter, ektodermalen und mesodermalen Ursprunges sein. Diese letzte Art des Entstehens wird aus den Abbildungen nicht klar, jedenfalls überzeugen sie nicht. Somit kann ich meine weiter oben ausgesprochene Ansicht, dass ich die eingewanderten Zellen für Phagocyten halte, soweit sie aber im Zentralnervensystem dauernd verbleiben für die Bildner von Pigmentzellen, auch nach dem Lesen Bauers verdienstvollen definitiven Arbeit nicht ändern.

Literaturverzeichnis.

1. Apathy, A.: Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformiert werden? Biolog. Centralblatt, Bd. 9, 1890.
2. Derselbe: Die leitenden Elemente des Zentralnervensystems etc. Mitt. a. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. 12, 1895.
3. Bauer, V.: Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zoolog. Anzeiger, Bd. 26.
4. Bellonci: Morphologia des sistema nervoso centrale della Squilla mantis. Ann. d. museo civico di storia naturale di Genova, V. 12, 1878.
5. Berger, E.: Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. d. zool. Instit. zu Wien, Bd. I.
6. Bethe, A.: Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 1897.

7. Cuccati, J.: Über die Organisation des Gehirns der Somomya erythrocephala. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 46, 1888.
8. Dietl, M. J.: Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 27, 1876.
9. Dogiel, A. S.: Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 59, 1901.
10. Eisig, H.: Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitt. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 13.
11. Escherich, K.: Zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71.
12. Flögel, J. H. L.: Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insekten-Ordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 30, Suppl., 1878.
13. Haller, B.: Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. Morpholog. Jahrb., Bd. 22.
14. Derselbe: Vom Bau des Wirbeltiergehirns. Ebenda, Bd. 26, 28.
15. Derselbe: Beitrag zur Kenntnis der Textur des Zentral-Nervensystems höherer Würmer. Arb. a. d. Wiener Zoolog. Institut, Bd. 8.
16. Derselbe: Untersuchungen über marine Rhipidglossen II. Morphol. Jahrb., Bd. 11.
17. Derselbe: Lehrbuch d. vergl. Anatomie. Jena 1904.
18. Hennings, C.: Das Tömösvary'sche Organ der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 76, 1904.
19. Holmgren, N.: Zur Morphologie des Insektenkopfes. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 76.
20. Hofer, B.: Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörigen Nervenapparates von Blatta. Nova Acta d. k. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher, Bd. 51, 1887.
21. Heymons, R.: Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzungsbericht d. k. preuss. Akademie der Wiss. in Berlin, Bd. 40, 1897.
22. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Scolopenders Zoologica.
23. Janet, Ch.: Etudes sur les Fourmis. Note 4, Mém. soc. zoolog. de France, T. VII.
24. Derselbe: Etudes s. l. Fourmis l. Gruêpes et l'Abeilles. Ibid., T. 11.
25. Derselbe: Sur les nerfs cephaliques etc. d. l. Fourmi. Ibid., T. 12.
26. Derselbe: Essai s. l. constitution morphologique de la tête d. l'insecte. Paris 1899.
27. Joseph, H.: Untersuchungen über die Stützsubstanz des Nervensystems etc. Arb. a. d. Wiener Zoolog. Instit., Bd. 13.
28. Kennel, v. J.: Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardiis und torquatus. II. Th. Arbeit a. d. Zoolog. Instit. zu Würzburg. Bd. VIII, 1886.
29. Kenyon, F. C.: The Brain of the Bee. Journal of comparativ Neurology, Vol. 6, 1896.
30. Köstler, M.: Über das Eingeweidenervensystem von Periplaneta orientalis. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 39.

31. Krieger, K. R.: Über das Zentralnervensystem des Flusskrebses. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 33.
32. Leydig, Fr.: Vom Bau des tierischen Körpers, sowie seine Tafeln zur vergl. Anat. Tübingen 1864.
33. v. Mack, H.: Das Zentralnervensystem von Sypunculus nudus. Arb. a. d. Wiener zoolog. Instit, Bd. 13.
34. Newton, E. F.: On the Brain of the Cockroach, Blatta orientalis. Quarterly Journ. of microsc. Science, Vol. 19.
35. Ofsjannikof: Über die feinere Struktur des Kopfganglions bei den Krebsen. Mém. d. l'Acad. imp. d. Sc. de St. Petersbourg, Serie VII.
36. Parker, G. H.: The Retina and Optic Ganglia in Decapods, expecially in Astacus. Mitt. d. zoolog. Stat. zu Neapel, Bd. 12.
37. Rabl-Rückhard: Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1875.
38. Racovitza, E. G.: Le globe cephalique et l'encephale des annélides polychaetes. Arch. d. Zool. exper. et gen., Ser. 3, V. 4.
39. Remy, Saint G.: Contribution a l'étude du cerveau chez les Arthroprodes trachéates. Arch. d. Zoolog. exper, et gen. 2 Ser. Tom. V, Suppl., 1887.
40. Schmidt, P.: Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 59.
41. Spencer, W. K.: Zur Morphologie des Zentralnervensystems der Phyllopoden, nebst Bemerkungen über die Frontalorgane. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 71.
42. Viallanes, H.: Ganglion optique de quelques larves de diptéres. Ann. d. Sc. nat., Ser. VI, T. 19.
43. Derselbe: Le cerveau d. l. guêpe. Ibid. Ser. VII, T. 2.
44. Derselbe: Le cerveau d. Criquet (Oedipoda et Caloptenus) Ibid. Ser. VII, T. 14.
45. Derselbe: Système nerveux des Articulés. Ibid. Ser. VII. Tome 14.
46. Ward, H. B.: On some points in the Anatomy and Histology of Sipunculus nudus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward. Coll., V. 21, 1891.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII—XVII.

Allgemeine Bezeichnungen.

kg = keilförmiges Ganglion im Sehganglions
am = äusseres Marklager " "
im = inneres " " "
ak = äussere Kreuzung " "
ik = innere Kreuzung " "
apk = innerer pilzhutförmiger Körper oder Globulus
ipk = äusserer " " " "
pk = einheitlicher Globulus

st = Stiel des Globulus
ff, f = Nervenbündel der Scheitelaugen.
ag = Antennalganglion
an = Antennalnerv
vb = Fasersystem der Schlundkommissur
au = Komplexauge, bei Myriopoden Augenbechergruppe
sa = unpaares Scheitelauge
vbs = vorderes Bogensystem
oe = Ösophagus
c = dorsale Kommissur des Protocerebrums
vc = ventrale " " "
v = Pars intercerebralis
gl = Glomeruli antennales
ac = Antennalkommissur
sg = Sehganglion
sg = unteres Schlundganglion
ln = Labialnerv
mn = Mandibularnerv
mx = Maxillarnerv
lm = Labralnerv
n = Tritocerebralnerv
fgc = Funniculus.

Fig. 1. Horizontaler Schnitt durch das Protocerebrum von Lithobius forficatus. *fb* Querbündel aus der Markmasse der Globuli.

Fig. 2. Ebensolcher weiter ventralwärts. *sn* Sehnerv, *f* Faserbündel von der Pars intercerebralis in das Antennalganglion.

Fig. 3. Laterosagittalschnitt durch das ganze Syncerebrum von Lithobius. *dl* Dorsallappen.

Fig. 4. Horizontalschnitt oberhalb der Sehganglien durch das Protocerebrum von Julus terrestris, L.

Fig. 5. Ebenso, doch durch die Gegend der Sehganglien. *m* Muskelbündel.

Fig. 6. Zwei Ganglienzellen von einem Sagittalschnitte der medianen Hälfte des Sehganglions von Blatta occidentalis, L. (Vergr. 2/9 Imm. Reichert).

Fig. 7. Die Frontalebene unter spitzem nach dorsal gerichtetem Winkel treffender Frontalschnitt (in der Richtung y—y auf Textfig. 9) durch das Gehirn von Apis mellifica, L. *m* Mark, *b* Fasermasse des Globularstieles. (Diese wie folgende ganze Schnitte sind nach Formol-Alkoholpräparaten, die mit Alaun-Karmin tingiert wurden, mit der Camera entworfen und einige Zellen schwarz nach Methylen- und Golgi'schen Präparaten eingetragen).

Fig. 8. Ebenso, doch weiter nach frontalwärts. *s* Präopticalgegend, *m* Mark, *b* Fasermasse des Globularstieles.

Fig. 9. Horizontalschnitt durch das ganze Sehganglion von Apis, gerade unter dem Globulus *h* hinten. *ob* hinteres, *nb* vorderes Bündelsystem des Sehganglions.

Fig. 10. Horizontalschnitt durch das Sehganglion. *h* hinten. *ms* mittlere Lage im äusseren Marklager. *in* inneres Marklager (etwas stärker vergrössert).

Fig. 11. Ein Schnitt in gleicher Richtung wie Fig. 7 und 8, doch weiter frontalwärts, wo sich die beiden Globularstiele berühren.

Fig. 12. Ebenso, doch noch weiter frontalwärts.

Fig. 13. Horizontalschnitt durch die linke Hälfte des Protocerebrums ober dem Schnitte auf Fig. 9.

Fig. 14. Mittleres Stück von einem gleichen Schnitt wie Fig. 11 zwischen Figur 8 und 11. Etwas stärker vergrössert.

Fig. 15. Beinahe frontaler Schnitt, die Frontalebene nach ventralwärts zu gerichtetem spitzem Winkel treffend, wie *w*, *w'* auf Textfig. 9 zeigt und auch durch dieselbe Gegend, als *o* hinter dem Zentralganglion und am hinteren Ende des Globulus; *foa* Funniculus optico antennalis. *lvb* lateraler Teil des Schlund-Kommissuren-Systems.

Fig. 16. Ein gleicher Schnitt weiter nach frontalwärts zu. Der Schnitt ist, wie schon der frühere, etwas schief geführt, so, dass er links etwas mehr nach analwärts neigt.

Fig. 17. Frontalschnitt über die rechte Syncerebralhälfte und dem Opticusganglion noch weiter dorsalwärts als Fig. 13. *h* hinten. *dk* grosse Zellen zwischen Opticusganglion und Pars intercerebralis, *z* eingeschobener Kern hinter dem äusseren Marklager.

Fig. 18. Stück von einem Frontalschnitt durch das Antennalganglion von Blatta. Methylenpräparat bei 3/8 s. Reichert, doch das Nervennetz in den Glomerulis *(gl)* so eingetragen, wie es sich bei starker Immersionsvergrösserung zeigt, da es sonst nicht zum Ausdruck gekommen wäre. *nh* Neurogliahülle um das Zentralnervensystem, *ng*, Neuroglianetz in der Ganglienzellschichte, *ng* innere Neurogliahülle, *n* Ursprung zweier Antennalfasern aus dem Glomerulus, *z* Zwischenlage.

Fig. 19. Schnitt durch die Wurzel des Antennalnerven von Apis. Osmium-Holzessig-Präparat. *ann* der Nerv, *n* ein Bündel dessen, *gz* Ganglienzellen. Vergr. 3/6 s. Reichert.

Fig. 20. Stück eines Frontalschnittes aus der pospopticalen Syncerebrumrinde von Apis. Das zentrale Nervennetz *(nz)* wurde nur an zwei Stellen eingetragen. *nh* Neurogliahülle um das Hirn, *ng* innere neurogliale Hülle, *ng*, Neuroglianetz zwischen den Ganglienzellen, *nz* Gliazelle, *gz* Ganglienzelle, *af* Verbindungen dieser untereinander, *f* stärkerer Fortsatz einer Ganglienzelle. Methylenpräparat. Vergr. 2/9 Imm. Reichert.

Fig. 21. Stück von einem Frontalschnitte durch die Rinde des mediofrontalen Protoncerebrum von Lithobius. *gz* Ganglienzelle, *zn* Nervennetz, *ng* Neuroglianetz, *k* Kern einer Gliazelle. Methylenpräparat. Vergr. 4/9 Reichert.

Fig. 22. Eine Einzelzelle aus einem Methylen-Schnittpräparat aus der Rinde des Sehganglions von Blatta. Vergr. 2/8 Reichert.

Fig. 23. Stück von einem Frontalschnitte durch das Sehganglion von Eristalis tenax, L., die drei der Sehschichte des Komplexauges zunächst liegenden Lager zeigend. *a* Neurogliahülle, *c*, *c'* Neuroglia, *g* Schichte der verdickten Nervenfasern, *d*, *e*, *f* Nervenfasern vom Sehganglion herkommend und in Ganglienzellen übergehend. Methylenpräparat. Vergr. 2/8 Reichert.

Fig. 24. *A* Stück aus einem Frontalschnitt durch die Rinde *(z)* und Marklage *(m)* des Globulus von Blatta. *B*. Desgleichen von Vespa crabro, L. Methylenpräparate. *ng* Neuroglia. Vergr. 4/8 Reichert.

Fig. 25. Horizontalschnitt durch das Protocerebrum und der beiden ersten Ganglien (diese wurden vor der Härtung horizontal gelegt) des sogenannten Darmnervensystems von Blatta. *w*, *w'* Wurzeln des ersten Ganglions, dazwischen ein Tracheenast. Methylenpräparat. Vergr. 2/8 Reichert.

Fig. 26. Eine Ganglienzelle *(gr)* aus einem Frontalschnitte durch die dem Komplexauge zunächst gelegenen Lage von Musca vomitoria, L. Die Ganglienzelle liegt in der drittinnersten Schichte. *ng* Neuroglianetze, *nz* Neurogliazellen. Methylenpräparat. Vergr. 4/8 Reichert.

Fig. 27. Frontalschnitt durch das Sehganglion und der rechten Hälfte des Syncerebrums von Gomphus vulgatissimus, L. Sämtliche Einzeichnungen von Zellen und Zellfortsätzen nach Methylenpräparaten.

Fig. 28. Frontalschnitt durch das Zentralganglion *(cg)* und nächster Umgebung von Gomphus. Methylenpräparat. Vergr. 2/9 Imm. Reichert.

Zur Kenntnis der zylindrischen Epithelzellen.

Von

Prof. Dr. **Emil Holmgren**, Stockholm.

Hierzu Tafel XVIII und XIX und 5 Textfiguren.

Wie ich in mehreren früheren Arbeiten und zuletzt in meiner Abhandlung: „Beiträge zur Morphologie der Zelle, II“ [1]) mitgeteilt habe, bin ich in Betreff der einfachen zylindrischen Epithelien (Magen- und Darmepithelien, Drüsenepithelien u. s. f.) zu der Auffassung gelangt, dass von der Basis des Epithels her zwischen den einzelnen Epithelzellen lamelläre Gebilde anderer Herkunft emporsteigen sollen, um zuerst an den Schlussleistchen ihren peripheren Abschluss zu bekommen. Ich hatte auch an derselben Stelle angedeutet, dass diese gegenseitigen Beziehungen zwischen den genannten Lamellen und den Epithelzellen gewissermaßen an ähnlichen Verhältnissen der glatten Muskulatur (d. h. an solchen Stellen derselben, wo die Muskelelemente dicht an einander gedrängt liegen) erinnern sollten, und zwar dass die vermeintlichen direkten protoplasmatischen stachelförmigen Verbindungen der Epithelzellen wahrscheinlich derselben Natur sein sollten, wie die leistenähnlichen Zellbrücken, die man besonders an ungeeignet behandelten, an geschrumpften glatten Muskelzellen bekommen kann. Bekanntlich erstrecken sich solche Brücken, wenn sie an konserviertem Material zu sehen sind, nicht zwischen dicht an einander gelagerten Muskelzellen, sondern nur bis an den zwischenliegenden Membranell, wo sie sich unter Vermittelung einer Grenzfibrille anlöthen. — Desgleichen habe ich die Auffassung vertreten, dass die Trophospongien dieser Epithelzellen, die ja eine so auffallend charakteristische Lage innerhalb der Innenzone der Zelle dicht am Kerne zeigen, aus den genannten zwischenzelligen Lamellen eigentlich herstammen sollten (Textfig. 1). — Es liegt für mich selbstredend sehr daran, das tatsächliche Vorkommen der exogenen zwischenzelligen Lamellen hinreichend beweisend darlegen zu können; und ich habe deshalb weitgehende Untersuchungen und Nachforschungen vorgenommen, um für

[1]) Anat. Hefte. Heft 75, 1904.

solche Demonstrationen besonders geeignetes Material zu bekommen. — Die Befunde die ich in der letzten Zeit in dieser Hinsicht habe machen können und die ich unten vorlegen möchte, scheinen mir mit dringender Notwendigkeit das tatsächliche Vorhandensein solcher zwischenzelligen Lamellen darzulegen, sowohl an evertebrierten als an vertebrierten Tieren. Ein solcher Nachweis bildet nicht nur eine fundamentale Stütze meiner Deutung der Trophospongien als exogene Gebilde, sondern zeigt unsere allgemeine Auffassung gewisser Epithelien in einem neuen Lichte. — Meine Befunde sind aber noch weiter von nicht geringer Bedeutung, weil es mir gelungen ist, Grenzfibrillen an den fraglichen Epithelien nachzuweisen, die sich in Betreff ihrer Beziehungen zu den Epithelzellkörpern und den zwischenzelligen Lamellen oder Membranellen mit denjenigen der glatten Muskulatur decken.



Textfigur 1.

In der letzten Zeit ist eine hochbedeutsame Abhandlung von Ramón y Cajal[1]) erschienen, worin dieser berühmte Forscher über Befunde berichtet hat, die er durch eine neue Silbermethode hat machen können. Er behandelt sein Material mit ungleich starken Silbernitratlösungen (1.5 %-6 %) während kürzerer oder längerer Zeit (mit oder ohne vorhergehender Behandlung durch ammoniakalischen Spiritus) und reduziert danach mit Pyrogallussäure oder Hydrochinon. Durch diese Methode hat er teils die leitenden Fibrillen der Nervenzellen verschiedener Tierspezies, teils auch — wie er selbst ansieht — die Trophospongienkanälchen sowohl an Nervenzellen, als — und besonders bei Hirudo und Lumbricus — auch an Darmepithelzellen darstellen können. — Vor allem sind seine Ergebnisse in Betreff der Epithelzellen des Intestinaltractus von Hirudo von grossem Interesse.

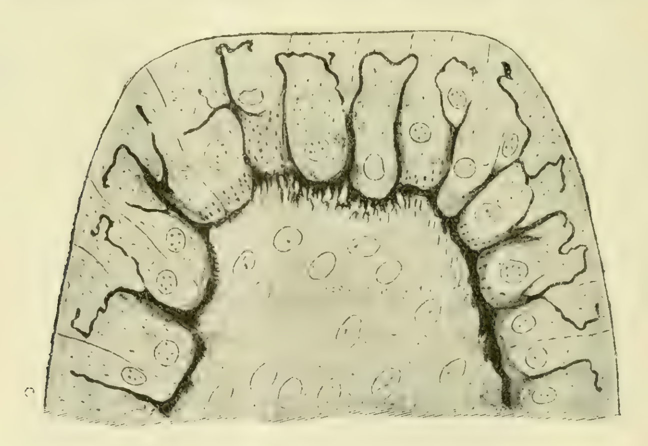
Ich war neulich[2]) im Stande, einen schwer wiegenden Beleg meiner Auffassung vorzulegen, dass die Trophospongien der Nerven-

[1]) Un sencillo metodo de coloración selectiva del reticulo protoplasmatico. — Trabajos del laborat. de investig. biolog. de la Univers. de Madrid, T. II, fasc. 4, 1903.

[2]) Über die Trophospongien zentraler Nervenzellen. — Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1904.

zellen aus anderen interstitiellen Zellen eigentlich herstammen sollten, und zwar hatte ich in dieser Hinsicht bei Hirudo ein vorzügliches Objekt gefunden, indem ich an diesem Tier nachweisen konnte, dass die Trophospongien aus den gliösen Paketsternzellen herzuleiten sind. — Die Befunde, die Ramón y Cajal an den Darmzellen desselben Tieres durch seine neue Methode hat erzielen können, bilden auch in der Tat (seitdem sie jedoch zuerst eine wichtige Berichtigung erfahren haben) einen ebenso schwer wiegenden Beleg für meine Meinung, dass die Trophospongien an den zylindrischen Epithelien eigentlich aus anderen Gewebselementen herstammen. Ich werde hier zunächst die Cajal'schen Ergebnisse nebst meinen eigenen Berichtigungen und Erweiterungen derselben vorlegen.

Ich nehme die Freiheit, in der Textfigur 2 eine Abbildung aus der fraglichen Cajal'schen Arbeit zu reproduzieren. Sie stellt eine Falte der ösophagialen Wand von Hirudo dar, welche mit der neuen Cajal'schen Methode behandelt war. Man findet



Textfigur 2.

innerhalb der einzelnen Epithelzelle, zwischen Kern und Zellkutikula, schwarz gefärbte, gebogen verlaufende Fäden, die sich in zwischen den Zellen emporsteigenden und ebenso durch Silber gefärbten Lamellen hineinsenken. An mehreren Stellen können die binnenzelligen Fäden durch gegenseitige Verbindungen Bogen bilden, die sich von der zwischenzelligen Lamelle an der einen Seite der angeschnittenen Zelle in die zwischenzellige Lamelle

an der anderen Seite derselben Zelle erstrecken. Ramón y Cajal sieht in diesen binnenzelligen schwarzen Fäden kanälchenartige Gebilde, die mit der zwischenzelligen Kittsubstanz („Cement") in direkter Verbindung stehen sollen.

Schon vor der fraglichen Cajal'schen Publikation waren mir ähnliche Strukturen an denselben Zellen von Hirudo bekannt, und zwar auf Grund von Studien durch ganz andere Methoden. Ich bin indessen hierbei zu gewissermaßen wesentlich anderen Ergebnissen gelangt, als Cajal.

Ich habe die Cajal'sche neue Methode an Hirudo medicinalis geprüft und hierbei ähnliche Bilder bekommen können, als das aus Cajals Arbeit oben wiedergegebene (Tafelfig. 1). Wir sehen an dieser Figur die schwarz gefärbten zwischenzelligen Lamellen, die niemals bis an der inneren Oberfläche der Zellen heranreichen, sondern auf ungefähr gleicher Höhe ein Stück unter derselben enden. Aus diesen Lamellen dringen dieselben gebogen verlaufenden Fäden in die Zellen hinein, die Cajal beschrieben hat. Sowohl die Lamellen als auch die binnenzelligen Fäden zeigen auf meinen Schnitten oft ein körniges Aussehen. Ich habe indessen, wie gesagt, diese Bilder durch andere Methoden konstatieren können, und bin dabei in Betreff der Deutung dieser Silberbilder zu gewissermaßen anderen Ergebnissen gekommen als Cajal. Desgleichen habe ich auch andere wichtige Befunde machen können.

Wenn man Ösophagus von Hirudo medicinalis durch Alkohol-Chloroform-Eisessig konserviert und die angefertigten Schnitte durch Eisenhämatoxylin schwach färbt (d. h. die Lackfarbe stark extrahiert) und durch Säurefuchsin-Orange nachfärbt, so bekommt man ein Bild des Epithels, das so aussieht, wie es die Figuren 2 und 3 wiedergeben. Das subepitheliale Bindegewebe ist durch Säurefuchsin scharf tingiert und aus demselben ragen gröbere oder feinere Lamellen zwischen den Epithelzellen in die Höhe, um zu der freien Oberfläche des Epithels hinzustreben. Das kutikuläre Ende wird jedoch nicht vollständig von denselben erreicht; oder richtiger gesagt, werden die säurefuchsingefärbten Lamellen an einer gewissen Entfernung von der Kutikula bedeutend dünner und auch viel schwächer gefärbt — ungefähr der Stelle an den Silberpräparaten entsprechend, wo die zwischenzelligen schwarzen Lamellen aufhören. — Die säurefuchsin-

gefärbten Lamellen können an beliebigen Höhen wie gespaltet werden, am öftesten werden jedoch solche Spalten an den oberflächlichen dünnen Teilen beobachtet (Fig. 3). Wie in Fig. 3 zu sehen ist, können aus diesen zwischenzelligen Lamellen Fäden in die Epithelzellen hineindringen, welche Fäden, wie die Lamellen, mitunter gespaltet oder kanalisiert hervortreten. Niemals findet man ähnliche hineindringende Fäden in der Aussenzone der Epithelzelle, sondern müssen innerhalb der Innenzone, zwischen Kern und Oberfläche der Epithelzelle, gesucht werden. — Es kann wohl nicht bezweifelt werden, dass diese aufgezeigten, von Säurefuchsin gefärbten Gebilde mit den von Cajal durch seine Silbermethode erzielten Bildern völlig identisch sein müssen. Die zwischenzelligen Lamellen als Kittsubstanz, als „Cement" zu bezeichnen, wie es Cajal will, scheint mir aber notwendigerweise ganz und gar unrichtig zu sein. Denn teils gehen diese zwischenzelligen Lamellen direkt, ohne etwaige Vermittelung, in das subepitheliale Bindegewebe über, teils zeigen sie sich färberisch mit dem Bindegewebe identisch. Wir haben schon oben erfahren, dass sie, wie das Bindegewebe, von Säurefuchsin gefärbt werden. Färbt man dasselbe Objekt nach Sublimatkonservierung durch Thiazinrot-R-Toluidin, so bekommt man ein Bild, wie das in Fig. 4 wiedergegebene. Die Kutikula wird etwas bleich graurot tingiert, während das subepitheliale Bindegewebe sich intensiv neutral oder dunkelbraun färbt. Die zwischenzelligen Lamellen werden dabei ganz ähnlich wie das Bindegewebe dunkelbraun, neutral tingiert. Bei Färbung durch Vanadiumhämatoxylin werden die Lamellen in Ähnlichkeit mit dem Bindegewebe blau gefärbt, bei Färbung durch Van Giesons Säurefuchsin-Prikrinsäure-Methode von Säurefuchsin gefärbt. Diese letztgenannte Tinktion ist jedoch nicht hinreichend scharf, um feine lamelläre Bindegewebsteile besonders deutlich hervortreten zu lassen. Viel besser gelingt es dann solche Gebilde hervorzuheben, falls man die Hansen'sche Säurefuchsin-Pikrinsäure-Methode benutzt. — Ähnliche Befunde bei Verwendung der elektiven Bindegewebsfärbungen müssen meiner Meinung nach unzweideutig an die Hand geben, teils dass die fraglichen zwischenzelligen Lamellen oder Membranellen direkte Fortsetzungen des subepithelialen Bindegewebes darstellen, teils auch, dass die feinen fadenähnlichen Verlängerungen derselben in die Epithelzellen hinein aus den

Lamellen herstammen sollen. Cajals Bezeichnung der Lamellen als Kittsubstanz, als „Cement“ muss also sicher unrichtig sein. Die binnenzelligen Fäden, die aus den zwischenzelligen Lamellen hervorgehen und welche kanalisiert werden können und deshalb als Trophospongien angesehen werden müssen, sind in dem vorliegenden Falle nicht als autochtone Differenzierungen des Epithelzellprotoplasmas anzusehen, sondern sind exogen, dringen von aussen her in die Epithelzelle hinein.

Ich habe neben dem ösophagealen Epithel auch andere zylindrische Epithelien von Hirudo untersucht und habe dabei die zwischenzelligen bindegewebigen Membranellen überall wiederkehrend gefunden. Fig. 5 stellt das Epithel von dem Cirrus dar; das Präparat war durch Thiazinrot - R - Toluidin gefärbt. Die groben zwischenzelligen Lamellen enden, wie am Epithel von Ösophagus und wie übrigens an jedem anderen zylindrischen Epithel von Hirudo, auf gleicher Höhe ein kürzeres oder längeres Stück unter der kutikularen Oberfläche der Epithelzellen, um von dieser Stelle als feinste Membranellen (oft gespaltet) bis an den Schlussleistchen emporzusteigen. In der Haut sind die zwischenzelligen bindegewebigen Verlängerungen sehr breit. An der Stelle, wo der Cirrus sich nach aussen, an der Haut, öffnet, kann man in sehr schöner Weise die direkte Umwandlung der breiten bindegewebigen zwischenzelligen Verlängerungen an der Hautseite in die feineren zwischenzelligen Membranellen der Schleimhaut beobachten.

Färbt man aber die Schnitte von der ösophagealen Schleimhaut von Hirudo nach Konservierung durch Alkohol-Chloroform-Eisessig stärker durch Eisenhämatoxylin (d. h. extrahiert die Lackfarbe weniger stark) und nachfärbt durch Säurefuchsin - Orange, so bekommt man Bilder, wie die in Fig. 6 und 7 wiedergegebenen. Im tieferen Teil des Epithels (Fig. 6) findet man die durch Säurefuchsin gefärbten zwischenzelligen bindegewebigen Membranellen wieder. Nach der Oberfläche des Epithels hin dagegen gehen sie in intensiv durch Eisenhämatoxylin tingierten fadenähnlichen Bildungen über, die sich den seitlichen Oberflächen der Epithelzellen dicht anschmiegen und oft gröbere oder feinere helle Spalten zwischen den Zellen begrenzen. Innerhalb der entsprechenden Zonen der Epithelzellkörper treten bleicher gefärbte

und vergleichsweise dünnfädigere Tonofibrillen auf. Dass die dicht an der seitlichen Oberfläche der Epithelzellen hinaufsteigenden vergleichsweise groben und intensiv hämatoxylingefärbten fadenähnlichen Gebilde in der Tat Fäden darstellen, davon kann man sich in mehrfacher Weise überzeugen. Rechts in Fig. 6 findet man die Epithelzellen der Länge nach tangential angetroffen, und dabei kann man die fraglichen intensiv gefärbten, vergleichsweise groben und auch ziemlich rigid aussehenden Fäden beobachten, die wie einen Mantel um den Epithelzellkörper herum bilden. — An tangentialen Schnitten durch das Epithel ist übrigens die Anordnung dieser Fäden leicht zu übersehen. Fig. 7 a stellt den tiefsten, Fig. 7 c den oberflächlichsten Schnitt einer Serie von Tangentialschnitten durch das Epithel dar. In der Mitte der Fig. 7 a ist noch der kernführende Teil der Epithelzellen quer angetroffen; ausserhalb dieser kernführenden Zone sind die Zellen etwas oberflächlicher angeschnitten und am peripheren Teil derselben Figur sind die Zellen noch oberflächlicher getroffen. Im zentralen Teil der Figur sind die Zellen von den bindegewebigen, säurefuchsingefärbten Membranellen ringsherum umgeben, im peripheren Teil dagegen sind daneben die groben schwarzen Fäden quer angeschnitten vorhanden, die sich dicht der Oberfläche der Zellen anschmiegen. Der Schnitt, der noch oberflächlicher liegt als der in Fig. 7 c wiedergegebene, lässt die feinen Schlussleistchen erkennen. Die peripheren dünnen Teile der Membranellen nebst den hämatoxylingefärbten Fäden finden an den Schlussleistchen ihren Abschluss. — Obwohl es an den fraglichen nicht besonders grossen Epithelzellen schwierig ist, sicher abzumachen, scheint es mir jedoch als ziemlich sicher zu sein, dass die hämatoxylingefärbten Fäden zwischen den Membranellen und den Zellkörpern eingeschoben liegen.

Behandelt man dasselbe Material anstatt durch Carnoys Gemisch (Alkohol-Chloroform-Eisessig) und Eisenhämatoxylin-Anilinfarben durch Cajals neue Silbermethode und zwar unter längerer Zeit durch schwächere Silbersalzlösungen, so kann man ähnliche Bilder bekommen, wie die oben demonstrierten. Fig. 8 giebt ein Tangentialschnitt durch das ösophagiale Epithel, nach der genannten Silbermethode behandelt. Links in der Mitte der Figur sieht man kernführende Zellenschnitte. Die Zellen sind

von braunen Membranellen ringsherum umgeben, die deutlicherweise den bindegewebigen Lamellen entsprechen. Rechts und unten in derselben Figur treten die perizellulären Fäden als schwarz gefärbte Körnchen hervor. Die Fäden liegen an diesem Schnitte hier und da paarweise. Desgleichen sind die Schlussleistchen rechts deutlich zu sehen.

Es fragt sich nun, in welcher Ausdehnung der Epithelzellhöhe die genannten perizellulären Fäden auftreten. Ein genaues Studium der Längs- und der Querschnitte durch das ösophageale Epithel lehrt, dass diese Fäden zu ihrer Länge ungefähr der Innenzone der Zelle entsprechen. An der Haut, und wie es scheint überhaupt an solchen Körperstellen, wo die Bedeutung der Epithelzellen als Herde stofflicher Umsetzungen gering ist, sind die Fäden viel kürzer.

Sind nun ähnliche zwischenzellige bindegewebige Membranellen und ähnliche perizellulären Fadenkörbe auch an zylindrischen Epithelien vertebrierter Tiere vorhanden? Wie ich oben bemerkt habe, sind an diesen Tieren zwischenzellige Lamellen von mir schon vorher hervorgehoben. Jetzt bin ich imstande solche Lamellen, sowie auch perizelluläre Fäden in unwiderleglicher Weise darzulegen, und zwar habe ich im Magen- und Darmepithel von Proteus anguineus ein Objekt gefunden, das für derartige Studien wohl fast unvergleichlich geeignet zu sein scheint.

Wenn man den Magen-Darmkanal von Proteus durch Alkohol-Chloroform-Eisessig oder durch Sublimat konserviert und die angefertigten Querschnitte des Darmes durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange färbt, so wird man ähnliche Bilder gewahr, wie es Fig. 9 wiedergibt. Was schon bei der Betrachtung mit schwachen Vergrösserungen gleich in das Auge fällt, ist eine eigentümliche transversal angeordnete Streifigkeit, die über die Innenzone der Epithelzellen hinübergreift. Bei stärkerer Vergrösserung wird man bald davon überzeugt, dass die dunklen Querlinien, die oft über mehrere Zellen laufen, mit zwischenzelligen Membranellen zusammenhängen und dass an den Stellen, wo sich die meisten dieser Querlinien an denselben anheften, hämatoxylingefärbte knötchenähnliche Bildungen vorhanden sind. In der Gegend der Aussenzone der

Epithelzellen sind solche quer verlaufende Linien nicht zu sehen. — Die zwischenzelligen Membranellen, an denen die quer verlaufenden Linien anhaften, können von der Basis des Epithels, oder richtiger gesagt von dem subepithelialen Bindegewebe her bis an den Schlussleistchen hinauf verfolgt werden, in denen sie direkt zu übergehen scheinen. Desgleichen kann man beobachten, dass kürzere oder längere Stümpfchen stark hämatoxylingefärbte Fäden von dem basalen Ende der Epithelzellen zwischen denselben und den genannten Membranellen hinaufsteigen. — Untersucht man einen durch dasselbe Epithel schräg geführten Schnitt nach derselben Behandlung näher, so wird man gleich gewahr (Fig. 10), teils dass die Epithelzellen voneinander durch zwischenzellige Membranellen abgeschieden werden, die ein Wabenwerk bilden, dessen Maschen von den Epithelzellen ausgefüllt werden; teils dass zwischen diesen Membranellen und den Epithelzellen quer oder schräg angeschnittene und durch Hämatoxylin stark gefärbte Fäden auftreten. An den Stellen, wo diese Fäden der Oberfläche der Epithelzellen anliegen, ist oft das Protoplasma der letzteren — deutlicherweise infolge der schrumpfenden Einwirkung der benutzten Reagentien — stachelförmig umgestaltet. — An dem quer angeschnittenen Epithel treten die zwischenzelligen Membranellen und die genannten hämatoxylingefärbten Fäden (quer angeschnitten) sehr deutlich hervor. Die stachelförmige Umgestaltung der Epithelzellen an den Stellen der Zellenoberfläche, wo die Fäden auftreten, ist deutlich wahrnehmbar (Fig. 11). An solchen Schnitten, die keine Schrumpfung der Epithelzellen zeigen, treten die Stacheln der letzteren nicht hervor. Desgleichen ist an der Fig. 11 (ebenso in der Fig. 10) der direkte Übergang der zwischenzelligen Membranellen in den Schlussleistchen in überzeugender Weise zu sehen.

Ähnliche strukturelle Verhältnisse sind von dem Proteus-Magen zu verzeichnen.

Untersucht man nun die zwischenzelligen Membranellen etwas näher, besonders hinsichtlich ihrer tinktoriellen Eigenschaften, so findet man, dass sie dem Bindegewebe am nächsten kommen.

Die oben vorgelegten Schnitte stammen aus einem vergleichsweise älteren Tiere her. Untersucht man aber dieselben und in ähnlicher Weise behandelte Organe eines jungen Exemplares von Proteus, so treten die Epithelzellen in auffallender

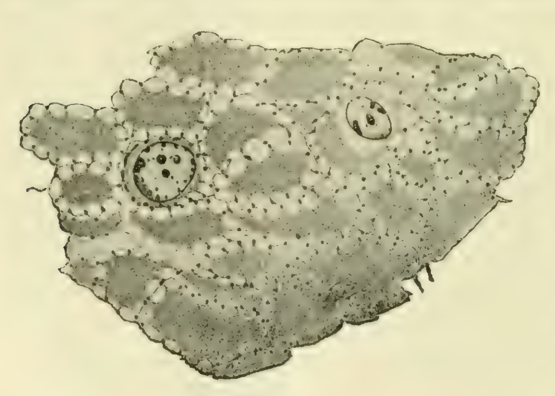
Weise voneinander ziemlich weit abgedrängt hervor. Sie werden voneinander durch eine dichtere oder lockere (mehr oder weniger Vakuolen enthaltende) Materia geschieden, die tinktoriell an Bindegewebe erinnert. Zwischen diesem Wabenwerk und den die Maschen desselben ausfüllenden Epithelzellen und den letzteren dicht anschmiegend, treten durch Hämatoxylin intensiv gefärbte und longitudinell mit den Zellen verlaufende Fäden auf, die augenscheinlich derselben Natur sind, wie die oben von älteren Tieren demonstrierten (Fig. 12). Links in dieser Figur sind die peripheren, schleimgefüllten Zellteile des Oberflächenepithels des Magens, rechts die kernführenden Teile der Epithelzellen zu sehen. Die oberflächlichen Fäden an den Epithelzellen treten schön hervor.

Es ist wohl jedem erfahrenen Histologe kaum möglich zu entgehen, bei dem Durchmustern der oben vorgelegten Figuren an die glatte Muskulatur zu denken. Die Querschnittsbilder, wie besonders Fig. 11, erinnern ja verblüffend an den Querschnittsbildern solcher glatten Muskulatur, wo die muskulären Elemente dicht angedrängt liegen und wo dabei das zwischenliegende Bindegewebe zu feinsten Membranellen reduziert worden ist (wie z. B. im Darme u. s. f.). Ja, gehen wir zu einem detaillierten Vergleich heran, so stimmen fast alle Verhältnisse an den Magen-Darmepithelien mit denen der genannten glatten Muskulatur überein, — davon abgesehen, dass die speziellen Elemente des einen Gewebes Epithelzellen sind und diejenigen des anderen Gewebes kontraktile, mit kontraktilen Fibrillen etc. ausgestattete Zellen sind. Für mich wenigstens wäre es ganz und gar misslungen, die bindegewebige Natur der Membranellen an dem Epithel von Ösophagus und anderen Organen von Hirudo und an dem Epithel des Magen-Darmes von Proteus leugnen zu wollen; denn sie zeigen fast alle tinktorielle und morphologische Charaktere bindegewebiger Membranellen, wie diese vor allem an der glatten Muskulatur zutage treten. — Ich gebe in den Textfiguren 3 und 4 zwei Querschnittsbilder durch glatte Muskelzellen von einem decidualen Uterus des Kaninchens wieder. Sie zeigen in jeder Hinsicht schon vorher — besonders durch Heidenhains ausgezeichnete Studien — allbekannte strukturelle Verhältnisse. In Textfigur 3 (Eisenhämatoxylin - Säurefuchsin - Orange) sind die

Muskelzellen nicht geschrumpft. Wir sehen auch von etwaigen Stacheln keine Spur. Zwischen den sehr feinen säurefuchsingefärbten Membranellen und den Zellkörpern, die quer angeschnittenen Grenzfibrillen, die oft in bemerkenswerter Weise paarweise auftreten. (Vergl. hiermit Fig. 8 vom Hirudo-Epithel). In Textfigur 4 sind die Muskelzellen geschrumpft (Sublimatkonservierung), und infolge dieser künstlichen Veränderung treten Stacheln hervor, die sich von dem Zellkörper bis an die Membranellen erstrecken, wo sie sich an solchen Stellen anhaften, wo die Grenzfibrillen liegen. Vergleichen wir nun diese Bilder mit den oben gelieferten Tafelabbildungen quer angeschnittener Epithelzellen, so fallen ja die Bilder dieser verschiedenen Zellarten recht vollständig zusammen. Bemerkenswert scheint es mir, was ich auch von der jungen glatten Muskulatur erfahren habe, dass, während das interstitielle Bindegewebe sich noch nicht zu Membranellen umgeformt hat und Vakuolisierungen in grosser Ausdehnung zeigt, die zellulären Elemente infolge der Konservierung nicht gern schrumpfen und deshalb auch keine Stacheln hervortreten (vergl. Tafelfig. 12). In dem Falle also, wo Membranellen sich ausgebildet haben, treten Stacheln an den Zellen hervor, die durch die Schrumpfung der Zellen bedingt werden. Die Stacheln erstrecken sich hierbei zwischen den Membranellen (resp. den Grenzfibrillen) und den Zellkörpern. Am jungen Gewebe dagegen, wo die Membranellen noch nicht zustande gekommen sind, können die Vakuolisierungen des zwischenzelligen Bindegewebes Stacheln vortäuschen. —



Textfigur 3.



Textfigur 4.

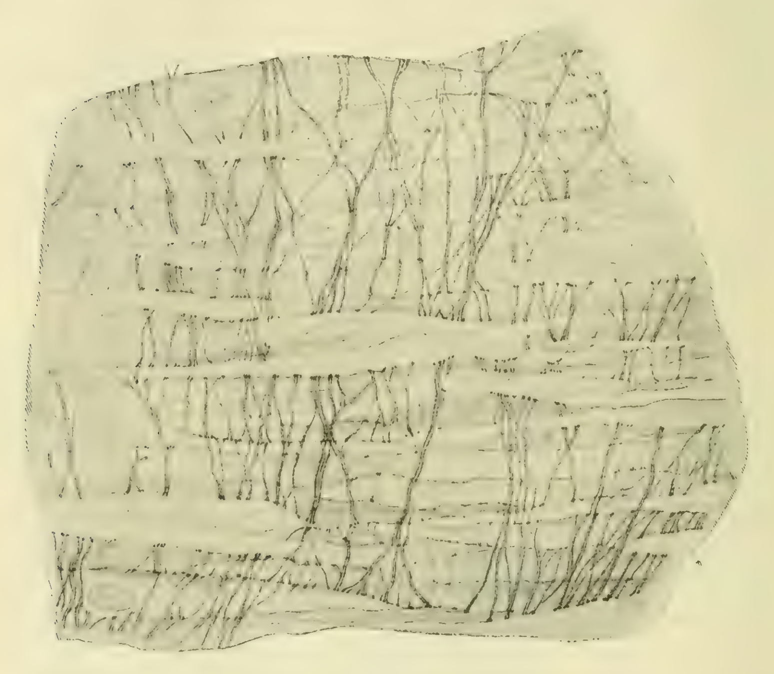
Sedgwick[1]) hat einmal die Meinung vertreten, dass sämtliche Zellen des Tierkörpers durch direkte protoplasmatische Zellbrücken miteinander verbunden sein sollten, dass der Metazokörper eigentlich ein Syncytium darstellen sollte. Ich glaube, dass diese Meinung nicht einmal in Betreff der zylindrischen Epithelien völlig aufrecht zu halten sein kann. Die Zellen dieses Gewebes sind vielmehr meines Erachtens voneinander durch Bindegewebe — sei es in einer besonderen Form — abgesperrt. Sie liegen in einem wabigen Bindegewebe eingebettet, ganz wie wir es gegenwärtig in Betreff der glatten Muskulatur kennen gelernt haben. Es gehen ja nicht viele Jahre zurück, als wir noch der Ansicht waren, dass die glatten Muskelzellen durch direkte Brücken miteinander verbunden sein sollten und dass die zwischenliegende Substanz zwischen denselben Zellen eine „Kittsubstanz" wäre. Gegenwärtig wissen wir aber, dass diese Auffassung falsch war.

Wie werden wir weiter die in Fig. 9 aufgezeigten Querlinien deuten? Ich meine, dass viele derselben ähnlicher Natur seien, wie gewissermaßen analog aussehende Querlinien der glatten Muskulatur. Teils können solche quer verlaufende Bildungen infolge der Verkürzung der lamellären Schläuche zustande kommen, worin die Epithelzellen, resp. die glatten Muskelzellen eingebettet liegen, und stellen in solchem Falle tangential angeschnittene Querfalten dar; teils bilden sie auch wahre quer verlaufende Fäden. Bedenken wir, dass die Epithelzellen polygonal sind und glatte Flächen besitzen, so ist es ja auch leicht einzusehen, dass solche quer laufende Falten an dünnen Schnitten oft in grosser Ausdehnung verfolgt werden können. Hinsichtlich quer laufender Fäden, so habe ich solche an den fraglichen Proteusepithelien gefunden. Sie sind indessen nicht extra- oder epizellulär, sondern intrazellulär orientiert, indem sie in querer Richtung die Epithelzellen durchlaufen, um sich an den Membranellen durch die oben erwähnten hämatoxylingefärbten Knötchen anzusetzen. Nicht selten können solche quer laufende intrazelluläre Fäden an nebeneinander liegenden Zellen an derselben Linie liegen. — Die quer laufenden Fäden an der glatten Muskulatur dagegen sind ganz anderer Natur. Ich gebe in Textfigur 5 einen Längsschnitt durch die glatte Muskulatur eines Katzendarmes, die durch Weigerts

[1]) Quart. Journ. of micr. sc. N. S. Vol. 26—28.

Elastinfärbung tingiert worden war. Die quer angeordneten zwischenzelligen Fäden, die in den Membranellen eingebettet liegen, treten als ein elastisches Gewebe sehr schön hervor.

Hinsichtlich endlich der stark hämatoxylingefärbten Fäden an den Oberflächen der Epithelzellen, so sind sie in jeder Hinsicht



Textfigur 5.

mit den Grenzfibrillen der glatten Muskulatur identisch, und ich finde mich deshalb berechtigt, dieselben als Grenzfibrillen der Epithelzellen zu bezeichnen. — Dass diese Grenzfibrillen als fibrilläre exoplasmatische Differenzierungen aus den Epithelzellen selbst hervorgehen, halte ich ohne weiteres als sicher. In Betreff der Grenzfibrillen der glatten Muskulatur ist man ja auch derselben Auffassung.

Dass endlich die Trophospongien der Magen- und Darmzellen aus den Membranellen hervorgehen, davon habe ich mich an durch meine Trichlormilchsäure - Resorcin - Fuchsin - Methode behandeltes Material überzeugen können (Fig. 13).

Ich kann nicht anders sehen, als dass diese meine Befunde auf dem Gebiete der zylindrischen Epithelien unsere allgemeine Auffassung dieser Gewebsform in wesentlicher Weise erweitern muss. Diese Epithelien stellen in der Tat bei weitem nicht so einfache Zellenverbände dar, als man es bisher angenommen hat, sondern zeigen eine viel kompliziertere Zusammensetzung.

Ich bin darauf bereit, dass man diese Befunde anzweifeln soll; denn es gibt wohl kaum ein schwereres Gegengewicht neuer Ideen, als alte schematische Vorstellungen; und doch kenne ich aus eigener Erfahrung, dass zwischenzellige Membranellen (was man ja jetzt schon a priori voraussetzen könnte) auch an zylindrischen Epithelien der höheren und der höchsten Wirbeltiere nachweisbar sind. Um Missverständnissen zu entgehen, möchte ich hierzu bemerken, dass an den geschichteten Epithelien, die ja auch eine mehr ausschliesslich mechanische Aufgabe zu erfüllen haben, die Epithelzellen wirklich aneinander liegen und durch besondere fädige Strukturen, die ja durch ganze Serien von Zellen laufen können, fest aneinander fixiert werden. — Die Epithelien der etwas höher organisierten Tiere sind also unter zwei durchaus voneinander abgeschiedenen Kategorien zu subsummieren, nämlich die viel einfacher gebauten und zu ihrer physiologischen Aufgabe viel niedriger stehenden geschichteten Epithelien und die sehr kompliziert gestalteten und vital auch viel wichtigeren einfachen, resp. mehrzeiligen Epithelien.

Welcher Natur sind nun die Grenzfibrillen? Bekanntlich gehen in Betreff dieser wichtigen Frage die Meinungen auseinander. Heidenhain ist geneigt, dieselben als kontraktil anzusehen; Benda dagegen will dieselben zunächst mit den Gliafibrillen gleichstellen. Meine Erfahrung derselben sowohl hinsichtlich der glatten Muskulatur als der zylindrischen Epithelien muss wohl die Frage offen stehen lassen. Manche Verhältnisse, insbesonders die phylogenetischen, scheinen mir jedoch in hohem Grade zu Gunsten der Heidenhain'schen Auffassung zu sprechen. Ich denke hierbei zunächst an den glatten Muskelzellen mancher Evertebraten, inklusive den epithelialen Muskelzellen.

In der letzten Zeit ist eine Abhandlung über den „Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen" (Biol. Zentralblatt,

Bd. 24, No. 7 1904), von R. Goldschmidt, erschienen. Der Verfasser glaubt in diesem Aufsatze „alle jene Zellstrukturen, die in Fülle bekannt geworden sind und in mehr oder minder hohem Maße auch miteinander verglichen wurden, wie Mitochondrien, Pseudochromosomen, Trophospongien (zum Teil), Dotterkern, Nebenkern, Apparato reticolare etc., unter diesen Gesichtspunkten subsummieren zu müssen als ein und dieselbe Einrichtung lebhaft funktionierender Zellen". Der Verfasser bringt alle diese Gebilde unter dem gemeinsamen Namen „Chromidialapparat" zusammen. Er hat diese Bezeichnung gewählt, weil er für sämtliche dieser Gebilde als charakteristisch gefunden hat, dass sie „durch intensive Färbbarkeit mit Chromatinfarben (oft intensiver als der Kern)" ausgezeichnet sein sollen. Alle diese von verschiedenen Autoren beschriebenen und durch ungleiche Methoden herstellbaren Strukturen als eine einzige gemeinsame Bildung zu betrachten, scheint mir aber sehr gewagt und irreleitend zu sein. In Betreff der Trophospongien möchte ich Goldschmidt darauf aufmerksam machen, dass seine Auffassung von der Tingibilität der Trophospongien durch „Chromatinfarben" durchaus unrichtig ist. Die Bezeichnung Chromidialapparat gegen Trophospongium auszutauschen, wäre deshalb schon aus diesem Grunde verfehlt.

Goldschmidt hat seinem Aufsatze einige Abbildungen zugefügt, und jeder Histologe, der über die kristalloidähnlichen Pseudochromosomen eigene Erfahrung hat, muss wohl zu der Meinung gelangt sein, dass die von Goldschmidt in Fig. 1, 2 und 3 abgezeichneten Strukturen in der Tat solche binnenzellige Gebilde sein sollen. Die schwarzen Fäden dagegen, die er in Fig. 4 (Darmepithel von Ascaris) abgebildet hat, können vielleicht etwas anderes sein. Trophospongien sind sie gewiss nicht, obwohl Goldschmidt dies zu glauben scheint. Trophospongien breiten sich nämlich nicht so aus, wie die von dem genannten Autor abgezeichneten Bildungen. Dagegen bin ich geneigt anzunehmen, dass sie Strukturen entsprechen, die ich besonders an dem Cirrusepithel von Hirudo nach Eisenhämatoxylinfärbung habe herstellen können. In Tafelfigur 14 sind solche Epithelzellen wiedergegeben, die durch Alkohol-Chloroform-Eisessig konserviert und durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange gefärbt waren. Die Innenzonen der Epithelzellen sind von einem Faserkonus

durchsetzt, dessen Fäden ihren Anfang in der Nähe des Kernes nehmen, um nach der Cuticula hin zu streben. Während ihres Verlaufes verzweigen sie sich dichotomisch, sodass die Spitze des Konus am Kerne, die Basis dicht unter der Cuticula zu liegen kommt. Nebst gröberen Zweigen geben die auffallend dicken Fäden auch feinere Fortsätze ab, die einzelne Teile des Konus miteinander verbinden. Fig. 15 gibt einen Tangentialschnitt durch dasselbe Epithel wieder, das das Aussehen des Faserkonus binnen den verschiedenen Höhen der Innenzonen klar legt. Die Grenzfibrillen sind an diesen Zellen äusserst kurz; sie treten nur in der nächsten Nähe der Zellenkutikula auf. Hand in Hand hiermit sind die bindegewebigen zwischenzelligen Membranen auffallend breit bis an der Nähe der Kutikula (vergl. Fig. 5). Wie sind nun diese fädigen Bildungen zu deuten? Es scheint mir am nächsten zu liegen, dass sie eine Art Tonofibrillen darstellen, die jedoch von denselben Fibrillen des ösophagealen Epithels vielfach abweichen (Fig. 6). Trophospongien sind sie jedenfalls nicht. Denn diese binnenzelligen Strukturen sehen an dem fraglichen Epithel ähnlich aus, wie an dem Ösophagus-Epithel (Textfigur 2 und Tafelfigur 1).

Zuletzt sei es mir in dem vorliegenden Zusammenhange gestattet, zwischenzellige Membranellen und mit diesen direkt verbundene Trophospongien an den Drüsenzellen der lingualen, hinteren Drüsen vom Menschen (von einem Hingerichteten) vorzulegen. Man kann dieselben an Drüsen leicht zur Ansicht bringen, wenn man das Material durch ein Sublimat-Gemisch konserviert und die angefertigten Schnitte durch Thiazinrot-R-Toluidin färbt. Hierbei werden die zwischenzelligen Membranellen und die Trophospongien in elektiver Weise dunkelbraun, neutral gefärbt. Fig. 16a gibt in solcher Weise behandelte Drüsenzellen wieder. Es ist ganz auffallend, dass die Trophospongien durchaus dieselbe Höhe, von der Lage der Kerne völlig unabhängig, innerhalb der Innenzone der Zellen beibehalten. Sie werden in ihrer Lage deutlicherweise dadurch fixiert, dass sie sämtlich aus den zwischenzelligen Membranellen auf gleicher Höhe hervorgehen. — Fig. 16b zeigt die Verflüssigung der Trophospongien, die sich als Tropfenbildungen, mit oder ohne Reste der fädigen Trophospongien als Begrenzungen, manifestiert.

Während des Druckes dieser Abhandlung bin ich darauf aufmerksam gemacht, dass Polowsow[1]) über epizelluläre kontraktile Fäden an den Epithelzellen aus dem Pharynxwulst des Lumbricus berichtet hat. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass der genannte Autor dieselben fädigen Strukture vor sich gehabt hat, als die von mir hier vorgelegenen.

Ich werde baldigst in einem anderen Zusammenhange die hier erwähnten strukturellen Verhältnisse noch näher behandeln.

Stockholm, 15. Juli 1904.

Figurenerklärung auf Tafel XVIII und XIX.

Sämtliche Figuren sind unter Verwendung der Abbé'schen Camera gezeichnet. Die meisten Abbildungen sind von Fräulein Ester Johansson ausgeführt worden.

Fig. 1. Epithelzellen aus Ösophagus von Hirudo medicinalis. Behandlung durch Silbernitrat (6%) und Pyrogallussäure.

Fig. 2. Dasselbe. Behandlung durch Alkohol-Chloroform-Eisessig und Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 3. Dasselbe. Ähnliche Behandlung.

Fig. 4. Dasselbe. Behandlung durch Sublimat-Pikrinsäure und Thiazinrot-R-Toluidin.

Fig. 5. Epithelzellen von dem Cirrus von Hirudo medicinalis. Behandlung wie in Fig. 4.

Fig. 6. Epithelzellen aus Ösophagus von Hirudo medicinalis. Behandlung durch Alkohol-Chloroform-Eisessig und Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 7. a—c. Dasselbe. Die Epitelzellen quer angeschnitten.

Fig. 8. Epithelzellen von Ösophagus von Hirudo medicinalis, quer angeschnitten. Behandlung durch Silbernitrat (3%) und Pyrogallussäure.

Fig. 9. Darmepithelzellen von Proteus anguineus. Behandlung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 10. Schrägschnitt durch dasselbe Epithel wie in Fig. 9. Behandlung dieselbe.

---

[1]) Über eigentümliche kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelienart. — Arch. f. mikr. Anat. 1903.

Fig. 11. Tangentialschnitt durch dasselbe Epithel wie in Fig. 9. Behandlung dieselbe.

Fig. 12. Tangentialschnitt durch das Oberflächen-Epithel des Magens eines jungen Proteus anguineus. Behandlung wie die vorherigen Figuren.

Fig. 13. Darmepithelzellen von Proteus anguineus. Behandlung durch Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin.

Fig. 14. Epithelzellen von dem Cirrus von Hirudo medicinalis. Behandlung durch Alkohol - Chloroform - Eisessig und Eisenhämatoxylin - Säurefuchsin-Orange.

Fig. 15. Dasselbe. Tangentialschnitt durch das Epithel.

Fig. 16. a—b. Epithelzellen aus Endalveolen einer lingualen Drüse eines hingerichteten Mannes. Behandlung durch Sublimat - Pikrinsäure-Thiazinrot-R-Toluidin.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Weitere Beiträge zur Theorie der histologischen Fixation.
(Versuche an nucleïnsaurem Protamin.)

Von

Dr. med. **Walther Berg**, Assistent am Institut.

Hierzu Tafel XX und 6 Textfiguren.

Inhaltsverzeichnis.

Die Frage der Struktur des Protoplasmas ist eng verknüpft mit der Frage nach der Wirkungsweise der Fixationsmittel, seitdem durch die weitgehende Ausarbeitung der Fixationsmethoden die Untersuchung frischen Materials für den Histologen zum mindesten in den Hintergrund getreten ist.

Man studierte feine und feinste Strukturen an fixiertem Material und übersah dabei vielfach die Fehlerquellen, welche aus der Behandlung des Protoplasmas unbekannter Struktur mit Fixationsmitteln sich ergeben müssen, deren Einwirkungsweise nicht ohne weiteres klar liegt.

Es wird zwar in vielen histologischen Arbeiten auch über Wirkung von Fixierungsmitteln gehandelt (vor allen Flemming), es sind Untersuchungsreihen über die Kraft der verschiedenen Fixierungsmittel durch vergleichendes Erproben derselben am gleichen Zellmaterial angestellt worden — ich nenne hier Burchardt[1]), Tellyeniczky[2]) und v. Wasilewsky[3]) — aber diese Arbeiten haben, ebensowenig wie die gelegentlich gewonnenen empirischen Erfahrungen über die „Güte" der Fixierungsmethoden, die Frage nach der Natur der Fixationswirkung und damit der feineren Struktur des Protoplasmas wesentlich fördern können.

Dagegen trat eine Förderung auf zwei anderen Wege ein:

Einmal studierte man mikroskpisch die Struktur anorganischer und organischer Colloïde und suchte damit dem Verständnis des Protoplasmas, dieses unendlich komplizierten Gemenges von Colloïden, näher zu kommen.

Hierher gehören die Arbeiten von Bütschli[4]) über Protoplasma und über Strukturen, in denen er einen (mikroskopisch) wabigen Bau für eine überraschend grosse Anzahl von Stoffen verschiedenster Art nachweisen konnte, welche Struktur er auch für das Protoplasma annahm.

Ferner die Arbeiten von Quincke[5]) über die Eigenschaften fester Lamellen, über periodische Ausbreitung von Flüssigkeiten an Oberflächen, über Emulsion (nach dem Vorgang von J. Gad[6]); dann seine Arbeiten über Oberflächenspannung. Wir verdanken ihm vor allem eine Ableitung und Erklärung der bei Umänderungen der Struktur von Colloïden auftretenden, komplizierten Bewegungserscheinungen.

Weiter wäre an die in neuerer Zeit ausserordentlich umfangreiche physikalisch-chemische Literatur über Fällung von Colloïden zu erinnern.

Sodann ist hier Krafft und Funcke[7]): „Über colloïdale Hohlkörper aus Heptyldiaminseifen", sowie der Vortrag von Wetzel[8]):

---

1) La cellule, Bd. XII.

2) Arch. mikr. Anat., Bd. 52.

3) Ztschrft. f. Mikrosk., Bd. 16

4), 5), 6), 7), 8) s. Literaturverzeichnis.

„Über Bildung colloïdaler Hohlkörper der Eiweisssubstanzen des Zellkerns“ zu erwähnen, in dem er über gemeinsam mit mir gemachte Beobachtungen berichtet.

Einen ganz anderen Weg schlug der Botaniker A. Fischer im Verlaufe seiner Arbeit über Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas ein.

Er suchte die Wirkung der Fixierungsmittel zu bestimmen, indem er sie mit Lösungen von Eiweisskörpern, Bestandteilen, und Produkten des Protoplasmas, wie sie chemisch dargestellt käuflich sind, reagieren liess. Die dabei entstehende Fällung beobachtet er nach Menge, Form und Wasserlöslichkeit und brachte die Wirkungen, welche die Fixierungsmittel so gezeigt hatten, mit ihren Effekten am Gewebe in Parallele.

Er beantwortete die Frage, was Fixation eigentlich ist, damit, dass er sie für eine Ausfällung erklärte.

Ohne auf seine sonstigen, sicher zu weitgehenden Folgerungen eingehen zu wollen, möchte ich zeigen, weshalb mir seine Fällungsversuche nicht einwandsfrei zu sein scheinen.

Die käuflichen Eiweisskörper sind nicht von besonderer Güte, wie ich an Nucleïn und Nucleïnsäure aus Hefe von Grübler, welche Präparate auch Fischer benutzte, zeigen konnte[1]).

Dann ist die Anzahl der von ihm untersuchten Eiweisskörper eine relativ nicht sehr grosse. Von den wichtigen Stoffen aus dem Zellkern untersuchte er nur Hefenucleïn und -Nucleïnsäure von Grübler und eine Probe eines Präparates von Kossel.

Weiter scheinen mir verhältnismässig verdünnte Lösungen keine grosse Ähnlichkeit mit dem Protoplasma zu haben, das weit eher einer Gallerte gleicht.

Endlich scheint es unerlaubt, die an irgend einem Vertreter einer Klasse chemischer Körper gewonnenen Erfahrungen zu übertragen auf das Verhalten irgend eines ihm verwandten Stoffes im Gewebe, wo er durch Mischung und Verbindung mit anderen zum mindesten modifiziert sein muss.

An dieser Stelle sind noch die Publikationen von Hardy[2]) und von Mann zu erwähnen[3]). Mann bestimmte (makroskopisch)

---

[1]) Archiv für mikr. Anat., Bd. 62. S. 370 f.

[2]) Journ. of physiol., Bd. 24.

[3]) Oxford. 1902.

die Fällungskraft einer Reihe von Fixationslösungen gegenüber von Proteïdlösungen; Hardy liess auf Lösungen von Hühnereiweiss und von Gelatine Fixationsmittel wirken. Seine Resultate sind für die Struktur colloïdaler Zustände überaus wichtig; für die Theorie der Fixationswirkung scheinen sie mir aber nicht einwandsfrei zu sein.

Ausgehend von einem anderen Gesichtspunkte habe ich im Verlaufe einer Arbeit [1]) das Verhalten einer grösseren Reihe von Nucleïnen und Nucleïnsäuren verschiedener Herkunft gegenüber den gebräuchlichsten Fixationslösungen untersucht und Differenzen, namentlich zwischen Stoffen pflanzlicher und tierischer Herkunft konstatieren können.

Jedoch können auch die Resultate dieser Versuche, ebenso wie diejenigen der anderen Autoren, nur in ganz allgemeinen Umrissen und mit Vorsicht aufs Gewebe übertragen werden. Weitergehende Schlüsse sind nur dann möglich, wenn man sich auf ein histologisches Material beschränkt, dessen wesentliche colloïdale Bestandteile man kennt und möglichst ohne Rest darstellen kann.

Ein solches Material haben wir im Sperma mehrerer Fische.

Nach Mieschers endgültigen Bestimmungen bestehen die entfetteten Köpfe der Lachsspermatozoen zu 96% aus einer Verbindung von Nucleïnsäure und Protamin. Einen dem Protamin des Lachses fast identischen [2]) Stoff fand Kossel in den Spermienköpfen des Herings, aus denen sich auch die entsprechende Nucleïnsäure gewinnen lässt. Diese erhielt ich durch die gütige Vermittelung des Herrn Prof. Zuntz von den Elberfelder Farbwerken, Protamin, Clupeïnsulfat, stellte ich nach Kossel unter Leitung von Dr. G. Wetzel selbst dar.

Man kann die Einwirkung von Fixationsmitteln auf Protamin- und Nucleïnsäure-Lösung untersuchen, worüber ich in der früheren Publikation berichtet habe, man kann aber auch die Verbindung beider herstellen und bekommt dadurch ein Material in die Hand, das in seiner Zusammensetzung dem Stoffe, welcher den grössten Teil des Spermienkopfes ausmacht, sehr ähnlich ist. Hier ist eine Übertragung der Erfahrungen, die man am chemischen

[1]) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62.

[2]) Vergl. Kossel und Dakin, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 41.

Präparate mit Fixationsmitteln machen kann, auf die Verhältnisse im Gewebe möglich, wenn sie überhaupt möglich ist.

In meiner früheren Publikation hatte ich mir die Bearbeitung des nucleïnsauren Protamins und den Vergleich der sich dabei ergebenden Resultate mit denen einer systematischen Fixation der Samenköpfe vorbehalten. Die jetzt zu machenden Mitteilungen stellen eine Fortsetzung jener Arbeit dar: ich untersuchte das Verhalten des nucleïnsauren Protamins. Wenn ich auch den Vergleich mit dem histologischen Material noch nicht durchführen konnte, so haben die Versuche doch wohl Interesse, einmal, weil das nucleïnsaure Protamin die höchste Annäherung eines chemisch dargestellten Stoffes an den Zustand im Gewebe repräsentiert, dann aber, weil es gallertartige Beschaffenheit besitzt, also physikalisch dem Zustande des Protoplasmas weit näher kommt, als die von den Autoren bisher benutzten Eiweisslösungen.

Zunächst habe ich einige Angaben über das nucleïnsaure Protamin zu machen.

Wetzel hat in seinem Vortrage kurz die Vorgänge besprochen, die sich beim Entstehen der Verbindung abspielen, und auch ich bin in meiner früheren Publikation darauf eingegangen.

Bringt man Lösungen der beiden Componenten zusammen, so tritt ein Niederschlag auf, welcher erst aus soliden Kugeln, dann aus mikroskopischen Hohlkörpern (Hohlkugeln) besteht. Diese treten durch Ineinanderfliessen ihre Wände zu Schäumen zusammen, welche allmählich durch Verlust ihrer Vakuolen homogen werden.

Saugt man unter dem Deckglase eines mikroskopischen Präparates des Niederschlages Nucleïnsäure-Lösung durch, so werden die homogenen Gebilde vakuolisiert: saugt man Protaminlösung durch, so werden sie wieder homogen.

Lässt man je einen Tropfen der beiden Lösungen sich erst unter dem Mikroskop vereinigen, so erhält man an der Berührungszone einen Niederschlag, der an der Seite des Protamins vorwiegend aus homogenen, an der Seite der Nucleïnsäure vorwiegend aus Hohlkörpern und vakuolisierten Gebilden besteht. Ein Zusammenhang der Vakuolisation und Hohlkörperbildung mit der Nucleïnsäure, des Homogenwerdens mit dem Protamin

war also deutlich, eine weitergehende Erklärung der Vorgänge bei dieser Anordnung aber nicht zu geben.

Eine genaue Ableitung war notwendig, wollte man das nucleïnsaure Protamin als Testobjekt für Fixationsversuche benutzen.

Ich bin deswegen nach vielen vergeblichen Bemühungen in anderer Richtung in der Weise vorgegangen, dass ich beobachtete:

1. Die Entmischungserscheinungen beim langsamen Austrockenen von Tropfen Protamin- und Nucleïnsäure-Lösung.
2. Die Bildung gefalteter und gesprungener, starrer Lamellen beim vollkommenen Eintrocknen von Tropfen Protamin- und Nucleïnsäure-Lösung und von Komplexen nucleïnsauren Protamins.
3. Die Erscheinungen beim Zusatz eines Tropfen Wassers zu diesen Lamellen.
4. Die Erscheinungen beim Zusatz eines Tropfens Protaminlösung zu einer Nucleïnlamelle und umgekehrt unter verschiedenen Bedingungen; d. h. beim Entstehen von nucleïnsaurem Protamin.

Die so gewonnenen Resultate erlauben eine völlig befriedigen Erklärung der sich beim Entstehen des nucleïnsauren Protamins, auch bei der früheren Anordnung, abspielenden Vorgänge, erlauben aber auch Schlüsse auf die ultramikroskopische Struktur der Lösungen von Protamin- und Nucleïnsäure und deren Verbindung, der Gallerte von nucleïnsaurem Protamin.

Nachdem die Entstehungsweise und Struktur des Niederschlages so festgestellt war, wurde er, hergestellt durch Zusammenbringen eines Tropfens Protamin- mit einem Tropfen Nucleïnsäure-Lösung, der Einwirkung von „wasserentziehenden“ Lösungen unterworfen, um die Wirkung der blossen Hypertonie, die ja auch bei manchen Fixationslösungen statthaben und die Wirkung komplizieren könnte, zu bestimmen.

Endlich und hauptsächlich wurde die Einwirkung von Fixationslösungen einfacher Art auf den Niederschlag beobachtet.

A. Experimente zur Erklärung der Formen, welche beim Entstehen des Niederschlages von nucleïnsaurem Protamin auftreten.

I. Erscheinungen bei der Entmischung durch Verdunsten und bei der Bildung fester Lamellen.

1. Protamin.

Protamin, Clupeïnsulfat, löst sich bei 15° zu $4^3/_4$ % in Wasser zu wasserheller Flüssigkeit, die mikroskopisch auch bei der stärksten Vergrösserung sich als klar erweist.

Wird bei Verdunsten des Wassers aber diese Konzentration überschritten, so fallen aus der Flüssigkeit stärker lichtbrechende Tropfen einer wasserhellen, ölartigen, klebrigen Substanz aus, welche, wenn man das Wasser der Lösung durch Trocknen entfernt, sich vermehren und schliesslich zu einem weissen Pulver werden.

Protamin zeigt also in exquisiter Weise die Eigenschaft der Colloide, zwei Lösungssphären mit Wasser zu bilden, an deren Grenzflächen sich Oberflächenspannung zeigt[1]), deren eine aus Wasser besteht, welches Colloid, deren andere aus Colloid besteht, welches Wasser gelöst enthält. Dass beide Phasen auch in der $4^3/_4$ % Lösung enthalten sind, erhellt aus der Beobachtung, dass diese sich durch Ausfall öliger Tröpfchen trübt, wenn man sie schnell in ein Capillarohr aufsaugt, wenn Strudel in der Flüssigkeit erregt und die vorhandenen ultramikroskopischen Tröpfchen zusammengeführt werden.

Wir haben also die Protaminlösung als eine Suspension von ultramikroskopischen Tröpfchen aufzufassen, was, wie der letzte Versuch zeigt, in sehr einfacher Weise demonstriert werden kann.

Eine solche Lösung nennt man nach Graham Hydrosol.

Aber auch die ölartigen Tropfen sind physikalisch nicht als homogen anzusehen.

Lässt man nämlich einen Tropfen Protaminlösung auf der Glasfläche eines Objektträgers allmählich auftrocknen, so erscheinen zuerst in der Peripherie, dann aber auch gegen das Zentrum zu, Tropfen der ölartigen Phase, welche hier bis zur äussersten Grenze mikroskopischer Sichtbarkeit hinabsteigen, dort aber bis

---

[1]) Vergl. G. Quincke, über Oberflächenspannung etc., Wiedemanns Annalen 4. F., B. 9, S. 795.

auf 10 bis 20 μ durch Zusammenfliessen angewachsen sind. Die Kontur des Tropfens wässriger Lösung zieht sich konzentrisch zurück, die grossen öligen Tropfen treten aus ihr heraus und zerfliessen zu einem Saum durchscheinend-farbloser Substanz, welche alsbald hornartig wird. Dadurch, dass dies zentripetal fortschreitet, wird aus dem Flüssigkeitstropfen allmählich eine feste Lamelle [1] [2].

Diese Lamelle hat eine unebene Oberfläche und ist nach kurzer Zeit von Sprüngen durchsetzt, welche im peripheren Teil meist radiär stehen, im zentralen Teil sich vorwiegend unter Winkeln von 90° oder 120°, aber auch anderen Winkeln schneiden. Längs der Sprünge lässt sich Doppelbrechung nachweisen.

Setzt man einen Tropfen Protaminlösung auf einen Quecksilberspiegel, so entsteht aus dem sehr flach sich ausbreitenden Tropfen eine dünne, feste Lamelle mit vielen Falten am Rande.

Diese Erscheinungen beim Eintrocknen der zuletzt ganz aus der ölartigen Phase bestehenden Tropfen auf Glas und Quecksilber stimmen in allen beobachteten Punkten völlig überein mit den von Quincke bei der Eintrocknung anorganischer und organischer Colloïde beobachteten. Quincke erklärt die Risse und Randfalten durch Vorhandensein eines Schaumwerkes wasserarmer Colloïdlösung, welches sich beim Eintrocknen anders zusammenzieht als die vom Schaumwerk eingeschlossene wasserreichere. Dass beim Eintrocknen auf Quecksilber die Falten am Rande auftreten, erklärt sich durch die hier stärkere Verdunstung.

Dieses Schaumwerk kann unterhalb der Grösse mikroskopischer Sichtbarkeit bleiben, welcher Fall für das Protamin zutrifft.

Wir haben also die mikroskopisch sichtbaren, ölartigen Tropfen als zweiphasig aufzufassen. Nach Graham kann man diesen Zustand als Hydrogel bezeichnen, Quincke nennt ihn, wenn die Schaumstruktur mikroskopisch unsichtbar bleibt, eine Gallerte.

[1] Vergl. Quincke: Über Bildung fester Lamellen, Wiedemanns Annalen 2. F., B. 35.

[2] Ähnliche Bilder erhielt Hardy beim Abkühlen von Gelatinelösungen. Es traten (mikroskopisch) Tropfen auf, die sich zu einem Netzwerk zusammenlagerten und erstarrten. Bei der ganz anderen Anordnung war ein Zerfliessen und eine Saumbildung nicht möglich.

2. Nucleïnsäure aus Heringsmilch.

Die Nucleïnsäure löst sich in 0.1 % Ammoniakflüssigkeit[1] enthaltendem alkalischem Wasser sehr leicht zu 5 %, ohne konzentriert zu sein. Die Lösung stellt eine gelbliche, klare Flüssigkeit dar, welche mikroskopisch nicht getrübt ist.

Beim allmählichen Eintrocknen werden nicht, wie beim Protamin, zwei verschieden wasserhaltige Phasen mikroskopisch sichtbar, sondern der Ring gelblicher, durchscheinender, fester Substanz verbreitert sich, allerdings mit feiner Lappung der inneren Kontur, zentripetal fortschreitend zu einer Lamelle, in der bald, wie beim Protamin, nur in kleinerer Felderung, Sprünge auftreten. Der Rand der Lamelle ist gegenüber dem Zentrum erheblich verdickt, ein Verhältnis welches Quincke beim Eintrocknen von Kieselsäure beobachtete[2].

Auf Quecksilber aufgetrocknet hatten die Tropfen von Nucleïnsäure erhebliche Höhe; nach dem Trocknen war die verhältnismässig dicke Lamelle weniger oft, aber tiefer am Rande eingefaltet als die Protaminlamelle.

3. Nucleïnsaures Protamin.

Stellt man den Niederschlag von nucleïnsaurem Protamin so her, dass man relativ grosse homogene Komplexe erhält, giesst die überstehende wässerige Flüssigkeit ab und lässt trocknen, so entstehen in der Peripherie des ehemaligen Tropfens durch Zusammenfliessen der Gebilde relativ grosse Netze, im Zentrum ziemlich grosse, klebrige Komplexe, welche bald feine Schaumstruktur zeigen[3].

Treibt man das Trocknen weiter, so treten wie sonst Sprünge auf, nur sind die Verhältnisse bei der geringen Grösse der Komplexe (0,1 bis 0,25 mm) nicht so kompliziert.

Wegen dieser geringen Grösse wurde auf das Eintrocknen auf Quecksilber verzichtet.

Es waren also an den festen Lamellen alle Protamin- und Nucleïnsäure die Anzeichen ultramikroskopischer Schaumstruktur, bei denen aus nucleïnsaurem Protamin mikroskopische Schaum-

---

[1]) Liqu. Ammon. caust. Ph. G.

[2]) Wiedemanns Annalen 4. F., B. 9, S. 822.

[3]) Beobachtet mit Zeiss Apochrom. 3 mm, 0,95 n. A.

struktur nachzuweisen. Nach dem Verhalten beim Eintrocknen muss für die mikroskopisch homogenen ölartigen Gebilde sowohl aus Protamin wie aus nucleïnsaurem Protamin ein zweiphasiger Zustand, sei es des Schaumes oder der Emulsion, angenommen werden.

II. Erscheinungen beim Zusatz von Wasser zu den lufttrockenen Lamellen.

Die hierher gehörigen Beobachtungen wurden mit den Zeiss'schen Apochromaten von 16 mm und 8 mm angestellt an Präparaten ohne Deckglas, da ein solches die Bewegungserscheinungen wesentlich beeinflusst hätte. Der Objektabstand, die Vergrösserung und Farbenreinheit war bei dem 8 mm System genügend; das benutzte 16 mm gab namentlich beim Gebrauche stärkerer Kompensationsokulare chromatische Aberrationen, die sich aber vorteilhaft benutzen liessen. Die Aberration bei Apochromaten war weit stärker und sehr störend. Einigemale wurden stärkere Trockensysteme zur Kontrolle verwendet.

1. Protamin.

Setzt man auf eine Lamelle, die auf einem Objektträger aufgetrocknet ist, einen kleinen Tropfen Wasser in der Weise, dass derselbe den Rand der Lamelle mit $^1/_4$—$^1/_3$ seiner Fläche deckt, so treten Erscheinungen auf, deren Ablauf man dadurch verlangsamen kann, dass man statt reinen Wassers 40% Alkohol oder 2% Protaminlösung verwendet.

Da verhältnismässig wenig Wasser und viel Protamin zugegen ist, wird das Wasser bald mit Protamin gesättigt und an der Protamingrenze bald die ölartige Phase (Wasser in Protamin gelöst) in Tropfenform auftreten. Wird die Menge des Wassers durch Verdunsten vermindert, so wird wie beim Eintrocknen eines Tropfens Lösung auch der mehr zentrale Teil des ehemaligen Wassertropfens ölartige Tropfen enthalten.

Dies geht so vor sich:

Die Kontur des „Wassertropfens“ ist deutlich und hart gegen das Protamin abgesetzt, aber dieses ist ausserhalb des Tropfens in einer wechselnd breiten Zone ($^1/_5$—$^1/_2$ mm), welche nach aussen durch eine schattenhafte Kontur begrenzt wird, derart verändert, dass die Risse und Unebenheiten geschwunden

sind und das Lichtbrechungsvermögen verringert erscheint. Der Farbton dieser Zone ist bei Betrachtung durch das 16 mm System ein bläulicher.

Die Substanz hat Wasser aufgenommen, denn sie hat die charakteristischen Eigenschaften der festen Lamellen verloren. Da wir diese als ein (ultramikroskopisches) Schaumwerk mit starren Wänden auffassen müssen, so haben wir uns vorzustellen, dass durch Wasseraufnahme, die Wasserwände flüssig, die Wasserkammern vergrössert wurden. Es entspricht dies dem Vorgange der Quellung nach Quincke und Bütschli.

Die von der harten Kontur umschlossene Flüssigkeit hat bei der Beobachtung mit dem 16 mm System rötlichen Farbton. In ihr sind linsenförmige bläuliche Tropfen (bläulich wie der gequollene Saum!) suspendiert, die einmal durch Emulsion gequollenen Protamins entstehen, andererseits durch Entmischung gelösten Protamins gebildet werden. Beides geht zeitlich und teilweis örtlich neben einander her, mag aber getrennt geschildert werden.

Ist das Wasser noch im Überschuss, so rückt sowohl die schattenhafte Kontur der Quellungszone wie die harte Kontur der wässrigen Lösung vor; erstere in regelmässig bogenförmiger Linie, letztere so, dass schmale, (20—30 μ) Stücke gequollenen Protamins zungenförmig hier einige Zeit stehen bleiben, getrennt von einander durch breitere Buchten wässriger Flüssigkeit.

An den Seitenkonturen der Zungen (resp. Buchten) treten nur heftige Strudel im gequollenen Protamin wie in der wässrigen Flüssigkeit auf. Dadurch werden, namentlich vom „Stiel" der Zungen periodisch grössere und kleinere (3—6 μ) Kugeln losgerissen und in die wässrige Flüssigkeit geschleudert, andererseits aber dringen wieder und wieder Garben von (rötlichen) Kugeln wässriger Flüssigkeit in das gequollene Protamin ein, vergehen hier zuerst, persistieren dann und gewinnen schliesslich Anschluss an die wässrige Flüssigkeit. So wird der Stiel der Zungen durchnagt, diese werden zu Inseln von 10—20 μ Grösse, die sich verkleinern, indem an ihren Grenzen immer wieder Strudel auftreten, ohne dass man deutlich die Abspaltung von Kugeln sehen könnte. Zum Schluss vergehen sie aber unter Auffahren eines dichten Schwarmes kleiner, bläulicher Kugeln.

Die zuerst losgerissenen grösseren Tropfen platzen teilweis in einander und bilden innerhalb der harten Kontur einen nach dem Wasser zu durch eine geschwungene Linie begrenzten Saum, dessen Breite also wechselt und namentlich da gering ist, wo sich starke Strudel zeigen.

Ein anderer Teil aber wandert wie die zuletzt gebildeten kleinen Kügelchen, die auch ineinander platzen und dadurch wachsen, gegen das Zentrum des Wassertropfens zu indem sie dabei allmählich kleiner werden. Sie befinden sich dicht unter der Oberfläche des „Wassers“. Dieses wird allmählich mit Protamin gesättigt, dann übersättigt, und es fallen in seinen unteren Schichten durch Entmischung blaue Tröpfchen ölartiger Protamin-Wasser-Lösung aus, die nun zentrifugal wandern und nach Vergrösserung durch Ineinanderplatzen, an der harten Kontur in den erwähnten unregelmässig breiten Saum oder in einen blauen Tropfen übergehen. Es entsteht also eine Zirkulation, die folgendes Schema verdeutlichen möge:

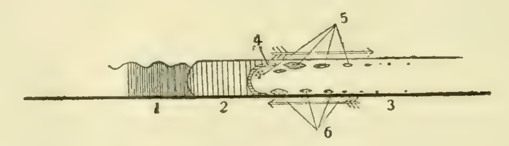


Fig. 1

1. festes Protamin
2. gequollenes Protamin
3. gelöstes Protamin
4. unregelmässiger Saum
5. Emulsionstropfen
6. Entmischungstropfen

Fängt die Menge des Wassers an, nicht mehr für einen weiteren Fortschritt zu genügen, so überwiegt an der Protamin-„Wasser“-Grenze die Zerstäubung des Wassers, während die des gequollenen Protamins aufhört. Die Buchten wässriger Flüssigkeit verschmälern sich zu „Zungen“. Die bläulichen Tropfen und der unregelmässige Saum vereinigen sich mit dem gequollenen Protamin, das zentripetale Wandern der blauen Tropfen hört auf, das zentrifugale nimmt zu. Die Kontur des „Wassers“ geht zurück, an seine Stelle tritt gequollenes Protamin, welches trocknet und zu einer starren Lamelle wird.

Kompliziert wird das Bild noch dadurch, dass beim Stillstand des Fortschreitens in einiger Entfernung von der harten Kontur Tropfen auftreten, die eine intensivere rötliche chromatische

Aberration zeigen, als sie die wässrige Flüssigkeit hat. Sie sind 2—8 μ gross, können ineinander platzen und vergehen, wenn sie in die Nähe von blauen Tropfen kommen, zugleich mit diesen. Ich fasse sie als Tropfen oder wenig konzentrierter Protaminlösung resp. ziemlich reinen Wassers auf, welche, wenigstens vorübergehend, in der wässrigen Lösung existenzfähig sind. Dass an der Grenze verschieden konzentrierter Lösungen Oberflächenspannung bestehen kann, hat Quincke vielfach gezeigt.

Die durch die Strudel an der Protamin-Wassergrenze hervorgerufenen Erscheinungen entsprechen denjenigen, welche J. Gad[1]) bei der Behandlung von Öl mit Sodalösung beobachtete, es sind Emulsionserscheinungen. Verursacht sind diese nach Quinckes Deutung[2]) durch schnelle Ausbreitung einer dritten Flüssigkeit an der Grenzfläche der beiden ersten, welche die hier bestehende Oberflächenspannung herabsetzt. Bei der Emulsion von Fett ist dies Seifenlösung, bei der Emulsion gequollenen Protamins wenig konzentrierte Protaminlösung aus dem Innern des „Wassertropfens", deren Weg zur Peripherie durch die mitgerissenen Entmischungstropfen bezeichnet wird.

Die Lösung des Protamins in Wasser vollzieht sich also so, dass erst Quellung eintritt, das gequollene emulsiert wird und die dabei entstehenden Emulsionstropfen im Wasser vergehen, wo sie, wie wir annehmen dürfen, in feiner Suspension befindlich sind.

2. Nucleïnsäure.

Setzt man in derselben Weise einen Wassertropfen zu einer Nucleïnsäurelamelle, so bildet sich ausserhalb derselben eine Quellungszone, in der Unebenheiten und Risse verschwinden; innerhalb der „Wasser"kontur sind aber mikroskopische Emulsionserscheinungen nicht vorhanden, ebensowenig wie beim Eintrocknen von Nucleïnsäurelösung ein Ausfall von Tröpfchen der wasserarmen Phase. Der Grund hierfür liegt offenbar in der grösseren Kleinheit der ultramikroskopischen Teilchen von wasserarmer Nucleïnsäurelösung, denn beim Wiedereintrocknen entsteht, wie beim Protamin, eine Lamelle mit Sprüngen und Unebenheiten, es sind also die Anzeichen eines zweiphasigen Zustandes der Lösung vorhanden.

---

[1]) Archiv für Anat. u. Physiol., Bd. 78, p. 181.

[2]) Pflügers Archiv, Bd. 9; Wiedemanns Annalen, 2. Folge, Bd. 35.

3. Nucleïnsaures Protamin.

Lässt man Wasser zu den lufttrockenen kleinen Lamellen treten, welche die erwähnte Schaumstruktur zeigen, so wachsen die Schaumkammern durch Aufnahme von Wasser an, nachdem die Wände durch dieselbe Wirkung ihre Starre verloren haben. Im weiteren wachsen die Randkammern schneller als die zentralen; letztere platzen dann ineinander und die Wanddicke nimmt auf Kosten der Vakuolen zu. Allmählich gehen die Vakuolen, auch in der Peripherie, durch Platzen ein und die Gebilde werden (mikroskopisch) homogen.

III. Erscheinungen bei der Reaktion von Protamin auf Nucleïnsäure und umgekehrt.

Protaminlamellen (auf Glas aufgetrocknet) Nucleïnsäurelösung.[1]

Setzt man statt, wie vorhin, einen Wassertropfen einen Tropfen Nucleïnsäurelösung von 5% auf den Rand einer Protaminlamelle, so vollziehen sich auch hier am Rande der Berührungsfläche die Erscheinungen der Quellung und Emulsion. Es entsteht eine schattenhafte, regelmässige und eine harte unregelmässig ausgebuchtete Kontur; zwischen beiden sind Rine und Unebenheiten verschwunden (2). Es werden Tropfen losgerissen und durch weitere Emulsion zerstäubt. Ein Teil der „bläulichen“ Tropfen zerfliesst zu einem unregelmässigen Saum, es tritt eine — kurzdauernde — Zirkulation von Emulsions- und Entmischungstropfen (auch diese entstehen) auf.

Erst dann macht sich die Anwesenheit der Nucleïnsäure spezifisch geltend.

Innerhalb des halbmondförmigen Feldes, in welchem die Protaminlamelle durch Nucleïnsäurelösung gedeckt ist, bildet sich konzentrisch eine kleinere halbmondförmige Figur (4), deren konvexer Rand in einer Entfernung von 100—150 μ von der harten Kontur und mit dieser parallel verläuft. Die Begrenzung auf der anderen Seite ist durch eine fast gerade Linie gegeben.

Die Spitzen dieses kleineren Halbmondes liegen also um 100—150 μ, um die Breite des Emulsions-, Lösungs- etc. Saumes

[1]) Siehe Fig. 2.

von der harten Kontur entfernt und dieser Zone (3) liegt an diesen beiden Stellen offen gegen die Nucleïnsäurelösung da, während der kleinere Halbmond (4) selbst eingenommen ist von einem Wabenwerk, welches, mehrschichtig gegen das Protamin zu, an der Nucleïnsäuregrenze bis auf eine Schicht an dicke abnimmt.

Die Grösse der Waben wächst vom Protamin zur Nucleïnsäure, die Wanddicke der Schaumwände nimmt ab. Die Winkel, unter denen die Schaumwände auf der Protaminseite zusammenstossen betragen übereinstimmend 120°. Die Wände waren demnach in Bezug auf ihre Oberflächenspannung gleichwertig, als sie zusammentraten, also flüssig (Quincke). Auf der Seite der Nucleïnsäure beträgt der Winkel 90°, hier setzten sich also flüssige an schon fest gewordene Schaumwände an. Diese beiden Extreme gehen vom Protamin zur Nucleïnsäure allmählich in einander über. Auf der Nucleïnsäureseite sind die letzten 2—4 Wabenreihen nicht kuglig, sondern pflanzenzellenähnlich deformiert; der letzten Reihe fehlt häufig ein Teil oder die ganze Wand gegen die Nucleïnsäure.

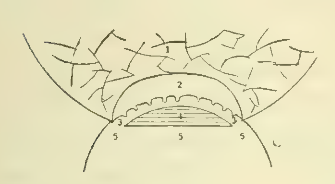


Fig. 2.
Schema (Flächenbild) der Erscheinungen bei Zusatz von Nucleïnsäurelösung auf eine Protaminlamelle.
1. feste Lamelle mit Sprüngen,
2. gequollenes Protamin,
3. Zone der Emulsion etc.,
4. halbmondförmiger Schaum,
5. Nucleïnsäurelösung.

Dass der Schaum durch Veränderung „blauer“ Protamintropfen entsteht, kann man wohl sehen, genauere Einzelheiten lassen sich aber nur an den beiden Spitzen beobachten, wo die Emulsions- (resp. Lösungs-) Zone der Nucleïnsäure offen steht. Hier treten Strudel auf, welche folgendes Schema verdeutlichen möge.

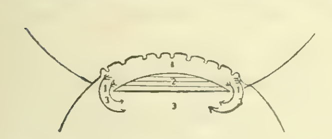


Fig. 3.
Schema eines Flächenbildes. Strudel
1. Emulsionszone,
2. Schaum,
3. Nucleïnsäurelösung.

Durch diese Strudel werden Tropfen gequollenen Protamins in die Nucleïnsäurelösung geführt, rollen hier unter deutlichen Stössen hin und her und zeigen in ihrem Innern das Auftreten rötlich gefärbter Tropfen, welche

sich ebenfalls lebhaft bewegen, öfters ineinander fliessen, aber auch selbständig bleiben können. Diese Tröpfchen schwellen auf, bis aus dem ursprünglich linsenförmigen Tropfen ein kugelförmiger Hohlkörper mit einer oder mehreren Vakuolen geworden ist.[1])

Währenddessen treiben die Hohlkörper weiter in die Nucleïnsäure hinein bis hinter die gerade Kontur des Halbmondes. Hier vereinigen sich oft mehrere zu kleinen Schaumkonplexen von 6—10 Vakuolen, von denen manchmal eine oder einige deform werden.

Analog dieser Verschmelzung zu kleinen Komplexen haben wir auch das Entstehen des halbmondförmigen Schaumes uns zu denken. Es treten in der Peripherie des zugesetzten Tropfens Protaminkugeln in grossen Massen auf, diese werden unter dem Einfluss der Nucleïnsäure zu Hohlkörpern, deren Wände flüssig sind und verschmelzen.

In dem Masse, wie Nucleïnsäure an das in grossem Überschuss vorhandene Protamin gebunden wird und aus der Lösung ausscheidet, tritt die Wirkung der entstandenen Protaminlösung auf die Gebilde aus nucleïnsaurem Protamin in den Vordergrund: Die Deformation der letzten Wabenreihen des Schaumes und der Vakuolen der kleineren Komplexe wird rückgängig, die Wände des Schaumwerks und der Hohlkörper werden breiter und ihr Lichtbrechungsvermögen geringer. Die Vakuolen werden kleiner und verschwinden bis auf einen gewissen Rest. Bei 5% Nucleïnsäurelösung kommt dann noch ein Faktor zur Geltung, der den weiteren Ablauf stört: die Verdunstung. Der Rest der Nucleïnsäurelösung liefert eine dünne, feste Lamelle, die Zone der Reaktion wird von unregelmässig begrenzten feine Schaumstruktur zeigenden Gebilden eingenommen.

Verwendet man statt der 5% Nucleïnsäurelösung 2,5% Lösung, so treten die Quellungs- und Lösungserscheinungen des Protamins mehr in den Vordergrund. Der Verlauf derselben ist ein schnellerer, die Ausbreitungszentren an der harten Kontur

---

[1]) An den lebhaft bewegten Hohlkörpern das Wachsen zu messen wurde bei ihrer relativ geringen Grösse (4—8 μ) und der geringen mit dem Meßokular möglichen Vergrösserung unterlassen. Die Volumzunahme ist aber beträchtlich, denn die Körper werden in der Horizontalen sichtlich grösser und nehmen in der Vertikalen bedeutend zu.

liegen näher bei einander, der Stiel der „Zungen“ wird unter Auffahren von Protamin- und „Wasser“-Kugeln schnell durchnagt und der Rest bleibt als „Inseln“ von 10—15 μ Durchmesser stehen. Das halbmondförmige Schaumwerk hat geringeren Umfang und geringere Dicke.

An den „Inseln“ kann man die Nucleïnsäurewirkung besonders schön verfolgen. Es zeigen sich Wirbelbewegungen um und in diesen Tropfen (Fig. 4) durch letztere werden kleine rote Tröpfchen herumgetrieben; die im grossen Tropfen an der Peripherie immer wieder von neuem entstehen, erst in der Mitte, dann in der Nähe die Randes zurückgekehrt, vergehen, sich vereinigen, endlich persistieren und anwachsen, bis ein mehrkammeriger Hohlkörper gebildet ist.



Fig. 4.

Da mehr Protamin in Lösung vorhanden ist als bei Anwendung 5 % Nucleïnsäurelösung, so tritt der Rückgang der Erscheinungen im Sinne der Protaminwirkung schneller und energischer ein. Beobachtet man einen mehrkammerigen Hohlkörper, so sieht man, dass die Wände unter Abnahme des Lichtbrechungsvermögens breiter werden; es ist Neigung zum Zerfliessen auf dem Objektträger vorhanden. Die Vakuolen werden kleiner, rücken etwas exzentrisch und vergehen plötzlich.

Bei 1,25 % Nucleïnsäurelösung ist Quellung, Emulsion und Lösung des Protamins noch mehr im Vordergrunde. Ein zusammenhängendes Schaumwerk wird nicht gebildet. Die auftretenden Hohlkörper sind, ebenso wie die emulgierten Tropfen gequollenen Protamins so klein, dass die Beobachtung mit dem 8 mm-System erschwert und die Kontrolle mit einem schlecht verwendbaren Systeme kürzerer Brennweite notwendig ist.

2. Nucleïnsäurelamellen + Protaminlösung.

Setzt man einen Tropfen 2 % Protaminlösung auf den Rand einer Nucleïnsäurelamelle, so ist wohl eine Quellungszone, kenntlich an dem Schwinden der Unebenheiten und Sprünge, zu beobachten, nicht aber — ganz wie bei Wasserzusatz — irgendwelche Erscheinungen der Emulsion. Die Quellungszone ist gegen die Protaminlösung durch eine scharfe, fein gelappte Kontur abgesetzt, jenseits deren eine Zone von etwa 100 μ Breite frei von körperlichen Elementen bleibt. Hier ist die Nucleïnsäure

gelöst und zwar wird die untere Schicht konzentrierter sein als die obere, da sie beim Vorrücken fortwährend im Kontakt mit der Lamelle bleibt.

In etwas grösserer Entfernung als 100 μ von der Kontur tritt eine streifenförmige Masse bläulicher, kleiner Tropfen auf, welche sich optisch verhalten wie Protamintropfen bei dem Versuche mit Protaminlamellen und Wassertropfen, und die ich daher als Protamintropfen auffasse, welche durch Entmischung ausgefallen sind. Diese Tropfen bewegen sich, solange die Lösung der Nucleïnsäure fortschreitet und die Lösungskontur wandert, in fächerförmig ausstrahlenden Bahnen gegen die freie Zone hin, sinken aus der Grenze derselben tiefer und bewegen sich unterhalb ihrer früheren Bahn zurück. Sie gelangen dabei in die konzentriertere Nucleïnsäurelösung und werden in Hohlkörper verwandelt.

Einerseits dadurch, dass sie sich in die Protaminlösung hineinbewegen, andererseits dadurch, dass der Protamintropfen mehr auf die Lamelle rückt, kommen die Hohlkörper unter Protaminwirkung, verlieren ihre Vakuolen und werden zu lappigen, auf der Glasfläche haftenden, homogenen Tropfen, die sich von den linsenförmigen und beweglichen Protamintropfen leicht unterscheiden lassen.

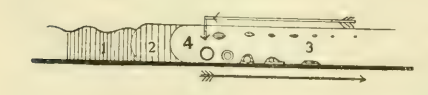


Fig. 5.
Schema eines Vertikalschnittes.
1. Nucleïnsäurelamelle.
2. gequollene Nucleïnsäure.
3. Protaminlösung.
4. gelöste Nucleïnsäure.

Verwendung 1 % Protaminlösung gab dasselbe Resultat; der Ablauf war ein schnellerer.

Abgebrochen wurden die Erscheinungen bei der 2 % und 1 % Lösung durch Verdunsten des Wassers der Protaminlösung, was dieselben Bilder wie oben bei Nucleïnsäure hervorrief.

Es ist mir nie gelungen, aus Protamin und Nucleïnsäure eine grosse künstliche Zelle herzustellen, wie dies M. Traube[1]) aus Leim und Gerbsäure, Kupfersulfat und Ferrocyankalium u. a. getan hat. Ich habe die Konzentration und Position beider Lösungen in ausserordentlich vielen Abstufungen variiert. Die

[1]) Gesammelte Arbeiten, Berlin 1899, S. 200—326.

grösste Annäherung an eine „Zelle" erhielt ich mit Nucleïnsäurelamellen und Tropfen ½ % Protaminlösung, deren Rand den Rand der Lamelle ganz wenig deckte. Doch entstand hier keine strukturlose Membran, sondern die entstandenen Hohlkörper waren, isoliert, in Form einer Kugelfläche angeordnet.

IV. Erklärung der Formen des Niederschlages von nucleïnsaurem Protamin.

1. Die zuerst auftretenden Tropfen.

Die Erscheinungen der Reaktion von Protamin auf Nucleïnsäure werden bei den Lamellenversuchen durch Quellungs-, Emulsions- und Entmischungserscheinungen des Protamins kompliziert. Bei Protaminlamellen + Nucleïnsäurelösung bildet sich unter Emulsion Protaminlösung mittels Wasser, welches die Nucleïnsäurelösung hergibt — später erfolgt auch Entmischung. Bei Nucleïnsäurelamellen + Protaminlösung bildet sich auf Kosten des Wassers dieser Lösung Nucleïnsäurelösung; die Protaminlösung wird eingeengt und ölartige Protamintropfen fallen durch Entmischung aus.

In beiden Fällen werden aus den ölartigen Protamintropfen in beobachtbarer Weise Hohlkörper, die sich durch Protamin- oder Nucleïnsäurewirkung weiter verändern können. Es waren also beide Komponenten in Lösung zugegen. Es sind deswegen die Bedingungen bei den Lamellenversuchen im Grunde dieselben, wie beim Zusammenbringen von je einem Tropfen Nucleïnsäure- und Protaminlösung. Die Beurteilung dieser Anordnung ist daher die gleiche, und wenn wir hier zunächst Tropfen auftreten sehen, die sich in Hohlkörper und dann noch weiter umwandeln, so haben wir sie auch hier als ölartige Protamintropfen aufzufassen, die durch Entmischung infolge Zusatz von Nucleïnsäure zur Protaminlösung ausgefallen sind.

2) Hohlkörper.

Geraten die ölartigen Protamintropfen in Nucleïnsäurelösung (hinter dem halbmondförmigen Schaum), so entwickeln sich periodische Strudel um sie herum und in ihnen. Durch erstere werden sie in Stössen in der Flüssigkeit umhergetrieben, letztere die namentlich bei der Anordnung Protaminlamelle + 2,5 % Nucleïnsäurelösung gut zu beobachten waren, werden durch die kreisenden

Bewegungen rötlicher Kügelchen gekennzeichnet. Die Strudel sind als Ausbreitungserscheinungen (Quincke) aufzufassen. Der Tropfen wird am Rande in nucleïnsaures Protamin verwandelt, gleichzeitig aber nimmt das Protamin Wasser auf und es bildet sich wässerige Protaminlösung (rötliche Kügelchen), die zur Peripherie zieht und sich an der Grenze von Tropfen und umgebender Flüssigkeit ausbreitet, da sie die Oberflächenspannung herabsetzt. Denn die nucleïnsäurereichen Hohlkörper sind kugelig, die protaminreichen Gebilde der Verbindung zerfliessen auf der Glasfläche und die Protamintropfen haben Linsenform. Hierbei wird das gelöste Protamin an Nucleïnsäure gebunden. Diese Strömungen veranlassen in dem Tropfen ein Platzen ultramikroskopischer Schaumwände und ein Entstehen von mikroskopischen Vakuolen. Diese wachsen durch Aufnahme weiterer unsichtbarer Vakuolen, andererseits durch Ineinanderplatzen (beides Folgen der Ausbreitung), andererseits aber durch Diffusion von aussen, wobei die Rinde des Tropfens etwa wie eine semipermeable Membran wirkt. Dies dauert so lange als die Wandsubstanz noch nicht starr ist (was erst bei grossem Nucleïnsäuregehalt eintritt). Die Diffusion und das Wachsen der Hohlkörper findet so lange statt, als (Protaminlamelle + Nucleïnsäurelösung) die Emulsion von Protamin dauert, als Wasser in ausreichender Menge disponibel ist. Die umgebende Nucleïnsäurelösung ist von geringer Konzentration, da sie grossenteils schon an Protamin gebunden ist, die Protaminlösung im Hohlkörper aber konzentriert.

Das Wachsen der Schaumvakuolen ist hauptsächlich, neben Ineinanderplatzen, auf diese Diffusion zurückzuführen. Die Vakuolen wachsen, wenn die Wände nachgiebig bleiben, bis aussen und innen das Gleichgewicht hergestellt ist. Die Protaminlösung innen wird durch das dabei aufgenommene Wasser verdünnt und auch durch Abgabe von Protamin an die nucleïnsäurereiche Wandsubstanz.

3. Wirkung von Protamin- und Nucleïnsäurelösung auf nucleïnsaures Protamin.

Bei der Beurteilung dieser Wirkungen ist zu berücksichtigen, dass, wie Miescher nachweisen konnte, die unserem Präparate entsprechende Nucleïnsäure aus Lachsmilch mehrbasig ist, und

sich zwei Nucleo-Protamine, nucleïnsaures Protamin und saures nucleïnsaures Protamin chemisch charakterisieren lassen.[1])

Es ist also eine Variabilität in der relativen Zusammensetzung möglich, die noch grösser wird, wenn man annimmt, dass beide Verbindungen im Gemisch nebeneinander existieren können.

a. Protamin.

Wie wir sehen, wirkt Protaminlösung auf die Gebilde aus nucleïnsaurem Protamin von niederem Protamingehalt in der Weise ein, dass etwa deformierte Vakuolen wieder rund werden und dann, wie die rund gewesenen sich verkleinern, allmählich schwinden, aber auch plötzlich vergehen. Die Wandsubstanz nimmt an Lichtbrechungsvermögen ab, die Gebilde flachen sich ab und zeigen Neigung zum zerfliessen.

Die Ursache scheint mir eine doppelte zu sein. Einmal bildet sich ein Diffusionsstrom von der sehr verdünnten Protaminlösung in den Vakuolen zu der konzentrierteren, draussen heranströmenden aus. Dies führt zu allmählichem Kleinerwerden und Schwinden der Vakuolen.

Die Wandsubstanz nimmt Protamin auf, bis sie damit gesättigt ist. Hierbei wird ihr Gefüge lockerer, wie die Abnahme des Lichtbrechungsvermögen, sie wird flüssig, wie die Abrundung der starrwandig, deform gewesenen Vakuolen zeigt. Die Oberflächenspannung an der Grenze der Gebilde und der umgebenden Flüssigkeit nimmt ab, wie man aus dem Abflachen und Zerfliessen sehen kann. Durch diese Veränderung der Wandsubstanz wird das plötzliche Schwinden der Vakuolen erklärt.

Im diesem Verhalten braucht kein Widerspruch zu dem Befunde Mieschers gesehen zu werden[2]), dass lebende Spermatozoen des Lachses Protamin aus Protaminlösung aufnahmen und spezifisch schwerer geworden zu Boden sanken. Der Aussenwinkel der Samenköpfe erschien stärker lichtbrechend; — also keine Zerfliessungserscheinungen oder dergleichen.

[1]) Miescher, physiol. und histochem. Arbeiten. Leipzig 1897, II. S. 74, II. S. 405—407.

[2]) l. c. S. 78.

Es beweist dies aber nur, dass die Köpfe der Spermien Protamin aufnehmen können, also eine damit nicht gesättigte Verbindung enthalten, nicht aber, dass diese soviel Protamin aufnehmen kann, wie es die synthetisch hergestellte Verbindung tut.

b. Nucleïnsäure.

Nucleïnsäurelösung ruft bei Gebilden aus nucleïnsaurem Protamin mit niederem Nucleïnsäuregehalt Vakuolisation hervor; die Gebilde erhalten eine grössere Dicke, sie runden sich ab und werden, wie man aus der Deformation einzelner oder auch verhältnismässig zahlreicher Vakuolen (bei längerer Einwirkung) zu schliessen hat, starr. Das Lichtbrechungsvermögen der Wandsubstanz nimmt zu.

Verursacht sind diese Veränderungen durch die Sättigung mit Nucleïnsäure, die Überführung in saures, nucleïnsaures Protamin. Dieser Körper hat — im Gegensatz zu dem protaminreichen — ein festeres Gefüge, wie man aus dem stärkeren Lichtbrechungsvermögen und der eintretenden Starre schliessen kann. Die Oberflächenspannung an der Grenze gegen die umgebende Flüssigkeit wird, wie die grössere dicke und die Abrundung der Gebilde zeigt, grösser und dies veranlasst auch die Vakuolisation.

Zunächst wird die äusserste Schicht zu saurem nucleïnsaurem Protamin, auf diesem breitet sich oben nach dem schon erwähnten Verdrängungsgesetz von Quincke (einfach) nucleïnsaures Protamin aus, da es, wie wir aber gesehen haben, die Oberflächenspannung herabsetzt. Dies gibt zu Wirbeln Anlass, die zum Platzen ultramikroskopischer Schaumwände und zum Entstehen mikroskopischer Vakuolen führen. Indem die Sättigung mit Nucleïnsäure nach innen fortschreitet wiederholen sich auf den nucleïnsäurereichen Schaumwänden, da auch die Oberflächenspannung gegen die Flüssigkeit der Vakuolen in Frage kommt, die Ausbreitungserscheinungen; es entstehen neue Vakuolen und die bestehenden vergrössern sich. Ausserdem wird durch die Tendenz der Gebilde, sich abzurunden und dicker zu werden ein Zug auf die, dem entgegenwirkenden Schaumwände ausgeübt, der Entstehen und Wachsen von Vakuolen hervorruft.

B. Experimente zur Erklärung der Fixationswirkung.

Die bisher mitgeteilten Beobachtungen erlauben eine Beurteilung der mannigfachen Strukturen, die der Niederschlag von nucleïnsaurem Protamin beim Entstehen zeigt. Gestützt hierauf scheint es möglich, den in so viel Beziehungen interessanten Körper als Testobjekt für Fixierungsversuche zu benutzen.

Wie aber die Erscheinungen der Reaktion von Protamin auf Nucleïnsäure mit Emulsions- und Entmischungserscheinungen des Protamins verbunden waren, lag es nahe anzunehmen, dass die Erscheinungen der Fixation durch diejenigen der Wasserentziehung kompliziert wären, da zur Fixation auch konzentrierte Salzlösungen, z. B. Sublimat, verwendet werden, die wasserentziehend wirken müssten, wie dies ja auch der Alkohol tut. Den Versuchen mit Fixierungsmittel wurden daher solche mit „wasserentziehenden“ Mitteln vorausgeschickt, um den Begriff der Fixation besser präzisieren zu können.

Einige vorläufige Mitteilungen über solche Versuche habe ich in der früheren Publikation gemacht. Diese bedürfen aber der Ergänzung, da sie nur an frei beweglichen, daher schwer zu verfolgenden Hohlkörpern mit maximalem Nucleïnsäuregehalt und daher maximaler Resistenz angestellt wurden.

I. Versuche mit „wasserentziehenden“ Mitteln.

Verwendet wurde:

1. 25 % Traubenzuckerlösung
2. 15 % Kochsalzlösung
3. 30 %, 10 %, 5 % Chlorcalciumlösung
4. 100 %, 70 %, 50 % Alkohol.

Traubenzucker und Alkohol empfehlen sich durch ihre chemische Indifferenz. Bei Kochsalz ist es nicht ganz unmöglich, dass es das Testobjekt chemisch beeinflusst, denn Miescher fand, dass Lachssperma in Kochsalzlösung Protamin abgab und nach seiner Auffassung Kochsalz aufnahm. Verdünnte man die Lösung durch viel Wasser, schüttelte das veränderte Sperma damit einen Augenblick, so wurde alles Protamin wieder aufgenommen und die ursprüngliche Substanz regeneriert.[1]) Es

[1]) Miescher, physiol. und histochem. Arbeiten. II. S. 74.

bezieht sich dies aber auf Sperma und ist möglicherweise doch anders zu deuten.

Chlorcalciumlösung von 30% und 10% scheint chemisch einzuwirken, aber auf die so beeinflussten Elemente des Niederschlages wirken sodann die Salzlösungen in den hohen Konzentrationen wasserentziehend.

Die Versuche wurden folgendermassen angestellt:

Einmal wurden durch geaichte Capillarpipetten gleiche abgemessene Mengen $4^3/_4$% Protamin und 5% Nukleïnsäuremengen auf dem Objektträger gut durcheinander gemischt, ein gestütztes Deckglas aufgelegt, mit dem Mikroskop eingestellt und während der Beobachtung das zu untersuchende Mittel zugesetzt und eventuell durchgesaugt. Dann aber wurde auch die Dauerwirkung relativ grosser Mengen des betreffenden Mittels auf kleine Mengen der Mischung beobachtet, indem beide zusammengetan, ein gestütztes Deckglas aufgelegt und dieses mit geschmolzenem Vaselin umrandet wurde. Sorgfältig hergestellte Präparate hielten sich wochenlang, ohne dass Verdunstung eintrat.

1. Traubenzuckerlösung v. 25%.

Lässt man 25% Traubenzuckerlösung zu einem, nach der ersten Weise hergestellten Präparate zufliessen, saugt durch und beobachtet dabei homogene und vakuolisierte Tropfen (Aprochromat 3 mm 0.95 n. A.), so verlieren letztere ihre Vakuolen und werden homogen, sodann treten in ihnen und den homogen gewesenen punktförmige Vakuolen auf; bei weiterem Zuströmen wachsen die in der Peripherie der Gebilde gelegenen kleinen allmählich zu einer Reihe gleicher Vakuolen von 2—4 μ Durchmesser an; im Innern sieht man die Vakuolen etwas wachsen und dann ineinander platzen, bis etwa die gleiche Grösse erreicht ist. Die Gebilde flachen sich hierbei ab. Die Vakuolen bleiben rund, die Wanddicke geht auch bei Durchsaugen relativ grosser Mengen Traubenzuckerlösung nicht unter ein gewisses Mass herunter. Der Winkel, den die Schaumwände mit einander bilden, beträgt übereinstimmend 120°. Nach $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde beginnen die Vakuolen sich zu verkleinern und zu vergehen, die Wände dicker zu werden. Dies geht in 24 Stunden so weit, dass nur noch wenig Vakuolen vorhanden sind.

Beim Zuströmen der Traubenzuckerlösung schwinden zunächst die präformierten Vakuolen, die groben Ansammlungen von „Wasser". Die weitere Wirkung auf die nunmehr vollzählich homogen gewordenen Gebilde ist die gleiche.

Zuerst wird der äussersten Schicht der Tropfen von nukleïnsaurem Protamin Wasser entzogen, diese dadurch eingedickt, sodass sie einen gewissen Abschluss bewirkt. Das austretende Wasser hat eine sehr kleine Oberflächenspannung gegen die Zuckerlösung und breitet sich demgemäss auf der Oberfläche des Tropfens aus. Durch die dabei erregten Strudelbewegungen im Innern des Tropfens werden ultramikroskopische Schaumwände zerstört und mikroskopisch sichtbare Vakuolen gebildet. Durch Wasser, welches aus dem Innern peripherwärts strömt, wird die äusserste Schichte wieder wasserreicher und der Vorgang wiederholt sich periodisch. Durch den Wasserverlust wird der Tropfen platter.

Allmählich wird aber die Rinde des Tropfens so eingedickt, dass die Zuckerwirkung nicht mehr durch Zuströmen von Wasser aus dem Innern kompensiert werden kann. Die äusserste Schicht verliert so viel Wasser, wie sie abgeben kann und wird fast undurchlässig. Unter ihr setzt sich die Rinde mit dem Zentrum ins Gleichgewicht, die peripheren Vakuolen schwellen auf, die zentralen platzen durch Wirbel und Diffusionsströmungen. Ganz allmählich wird die äusserste Schicht wieder durchlässig und langsam verlieren sich die Vakuolen.

Die Einwirkung auf die Hohlkörper ist gering. Die augenblickliche Wirkung ist schwer zu beobachten, da sie durch die Strömung beim Durchsaugen fortgeführt werden. In Dauerpräparaten wurden Hohlkörper nicht oder nur in geringer Zahl, dann nicht verändert, angetroffen. Sie waren also meist wie bei der blossen Reaktion von Protamin auf Nukleinsäure zerflossen.

2. Kochsalzlösung v. 15 %.

Die in gleicher Weise wie beim Traubenzucker in homogenen und vakuolisierten Tropfen entstehenden Vakuolen bleiben nicht rund, sondern nehmen Pflanzenzellenform an; sie deformieren sich dann noch stärker — ihre Wände werden starr — werden ganz unregelmässig; die Wände schrumpfen und brechen oft ein. Die Abplattung ist sehr deutlich. — In der Wand der Hohl-

körper treten kleine Vakuolen auf, welche zunächst als Körnchen imponieren, dann aber wachsen, während sich die ursprüngliche Vakuole verkleinert, manchmal schwindet. Aus dem Hohlkörper wird ein kleiner Schaum, der sich im Übrigen verhält wie ein grösserer.

Die Gebilde sind so spröde geworden, dass die grösseren zerbrechen, wenn man den Objektträger leicht auf die Tischplatte schlägt.

Die Ursache für diese Veränderungen sehe ich darin, dass — nachdem die Vakuolisation den Punkt erreicht hat, auf dem sie beim Traubenzucker bleibt — der Wasserverlust der Aussenhaut ein so schneller ist, dass diese in relativ bedeutender Dicke erstarrt, damit undurchlässig wird, aber der jähen osmotischen Differenz innen und aussen nicht Stand halten kann und Sprünge erhält, durch welche die Salzlösung in den Tropfen eindringt und ihn schichtweise ebenso verändert. Die Sprünge und Brüche waren zu beobachten auch wenn man jede Berührung von aussen etc. vermied.

3. Chlorcalciumlösung von 30 %, 10 %, 5 %[1]).

Die Wirkung der 30 % Lösung war eine fast augenblickliche, diejenige der 10 % ein wenig langsamer und erforderte grössere Mengen Lösung. Noch langsamer wirkte die 5 % Lösung.

Die 10 % Lösung entsprach zeitlich etwa der 15 % Kochsalzlösung.

Abgesehen von diesen Unterschieden war der Effekt auf das Testobjekt derselbe wie bei Kochsalzlösung.

Interessant war eine Beobachtung bei der 10 % Lösung. Nimmt man zu einem Teile Nukleinsäurelösung die $1^1/_2$fache Menge Protaminlösung, so bilden sich breite grosse (200-400 μ Durchmesser) dicke Tropfen mit wenigen meist 10-20 μ grossen Vakuolen. Das Aussehen lässt sich etwa mit dem von Schweizer Käse vergleichen. Diese Gebilde werden durch 10 % Lösung erst homogen, dann aber nicht in der gewöhnlichen Weise vakuolisiert, sondern emulsiert. An 6—15 Stellen treten, wie beim Gad'schen Versuche mit Öl und Sodalösung oder beim Zusatz

[1]) Vergleiche Hardys Chlorcalciumversuche l. c. S. 182; er legte einen mit Chlorcalciumlösung von 2 % getränkten Seidenfaden unter das Mikroskop und liess Hühnereiweisslösung hinzutreten.

eines Tropfen Wassers zu einer Protaminlamelle, Ausbreitungszentren auf, von denen aus Strudel erregt werden; die Kontur wird ebenso oft eingebuchtet und es werden durch die Strudel in Perioden Tröpfchen von 4—8 μ losgepeitscht, in die Chlorcalciumlösung geschleudert und hier vakuolisiert. Dies geht so lange, bis der ursprüngliche Tropfen auf 30—40 μ Durchmesser reduziert ist, worauf Vakuolisation erfolgt.

Der Grund, weshalb hier Emulsion statt hat, liegt offenbar in der Menge des am Rande des Tropfens disponiblen Wassers, das sich mit grosser Heftigkeit an der Oberfläche ausbreitet.

4. Alkohol 100 %, 70 %, 5 %.

Absoluter Alkohol bringt aus vakuolisierten Tropfen die Vakuolen bis auf eine oder einige, die manchmal stehen bleiben, zum Verschwinden. In der Folge bleiben aber homogene oder homogen gewordene Tropfen homogen, platten sich stark ab und plötzlich treten Sprünge in ihnen auf. Schäume mit grossen Vakuolen und dünnen Wänden werden deformiert und erhalten Sprünge.

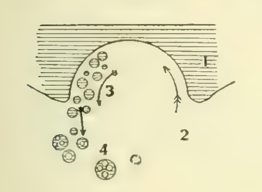


Fig. 6
Schema der Emulsion durch 10 % Chlorcalciumlösung.
1. Teil des Tropfens von nukleïns. Protamin.
2. Chlorcalciumlösung.
3. emulsiert. kleine Tropfen.
4. emuls. kleine Tropfen vakuolisiert.

70 % Alkohol lässt in vakuolisierten Gebilden weit mehr Vakuolen stehen, die dann deformiert werden; die Wände werden also starr. Sprünge wurden nicht beobachtet.

50 % Alkohol wirkt ähnlich wie Traubenzuckerlösung von 25 %, nur behalten die vakuolisierten Tropfen ihre Vakuolen zum grossen Teil und es treten neben diesen kleinere, sekundäre, auf.

Die Hohlkörper wurden durch absoluten und 70 % Alkohol nicht verändert, sie fanden sich in Dauerpräparaten in grosser Zahl, durch 50 % Alkohol wurden sie in geringer Zahl unverändert erhalten oder fehlten. In absolutem Alkohol waren bei Dauerpräparaten die Hohlkörper häufig spontan zerborsten.

Die abweichende Wirkung des starken Alkohols scheint mir dadurch bedingt zu sein, dass während der schnellen Wasserentziehung und Eindickung die Gebilde in eine neue umgebende

Flüssigkeit (starker Alkohol) gegen die sie eine andere Oberflächenspannung haben, als gegen Wasser, geraten.

Die Wirkung absoluten Alkohols ähnelt denjenigen der Wasserentziehung durch Verdunsten darin, dass Sprünge auftreten, die wir dort als Äusserungen ultramikroskopischer Wasserstruktur kennen gelernt haben.

Dauerwirkung.

Bei Dauerversuchen bis zu 3mal 24 Stunden zeigte sich, dass der durch wasserentziehende Mittel bewirkte Zustand der Gebilde an die dauernde Anwesenheit dieser Mittel gebunden ist (mit Ausnahme von starken Chlorcalciumlösungen).

Durch Kochsalzlösung und Alkohol von 70—100 % werden die Gebilde starr, was sich leicht nachweisen lässt, wenn man einen mässigen Druck auf das Deckglas ausübt; man erhält dann scharfkantige Fragmente.

Lässt man aber Wasser hinzuströmen und entfernt dann die wasserabziehende Lösung, so schwellen die Vakuolen auf, neue entstehen. Nach kurzer Zeit platzen dann die Vakuolen, die Wandsubstanz ist also leicht beweglich geworden, und der homogene Zustand tritt ein.

Setzt man zu Präparaten mit Chlorcalciumlösung von 10 % und 30 % Wasser, so erfährt das Schwellen und Vergehen eine deutliche Hemmung. Hierfür scheint eine chemische Umwandlung des nukleïnsauren Protamins anzuschuldigen zu sein. Die beim Mischen der Komponenten entstehende Trübung verminderte sich (makroskopisch) beim Zusatz von 30 % Chlorcalciumlösung sichtlich.

Charakteristisch für die Wirkung „wasserentziehender“ Mittel war also eine Umänderung der bestehenden und ein Hervorrufen neuer Strukturen, welche nur bei Anwesenheit der Mittel beständig waren, auf Wasserzusatz aber, abgesehen von Chlorcalciumslösung von 10 % und 30 %, wo dies gehemmt war, hinfällig wurden.

Versuche mit Fixationslösungen.

1. Versuchsanordnung und Beobachtungsweise.

Setzt man zu den Gebilden aus nukleïnsaurem Protamin Fixationslösungen, so erhält man bei der Beobachtung des

Zufliessens Bilder wie sie auch durch „wasserentziehende“ Mittel produziert werden, nämlich Vakuolisation verschiedenen Grades, oft Erstarren, manchmal feste Lamellen. Diese Wirkung ist aber nicht die einzige; es sind noch andere zu beobachten, namentlich wenn man die Bedingungen ein wenig variiert.

Mischt man je einen Teil 4³/₄ % Protamin- und 5 % Nukleïnsäurelösung schnell und energisch durcheinander und setzt sofort Fixationslösung in der drei- bis vierfacher Menge hinzu, so bemerkt man nach Zudecken des Präparates mit dem Deckglase etc. dass, wenn man schnell verfahren und die Wirkung des Mittels stark war, nur Hohlkörper vorhanden sind und diese sich nicht mehr weiter zu Schäumen usw. verändern. Ist die Wirkung nicht so stark, so findet man neben Hohlkörpern auch Schäume u.s.f.

Es wird also das Zerfliessen der Niederschlagselemente verhindert oder gehemmt, diese werden mehr oder weniger „konserviert“.

Setzt man Wasser zu einem auf solche oder auf gewöhnliche Weise hergestellten Präparate, nachdem man, um die maximale Wirkung des betreffenden Mittels zu haben, dieses noch eine zeitlang durchgesaugt hat, so ist die Wasseraufnahme in die Vakuolen, die zum Aufschwellen derselben führt und die Wasseraufnahme in die Substanz der Wände, welche im Verein mit dem Wachstum der Vakuolen zum Platzen derselben und zum Zerfliessen der homogen gewordenen Massen führt, in verschiedenem Grade gehemmt oder gar aufgehoben.

Stellt man Dauerpräparate her, indem man die Deckgläser nach Zusatz des Fixationsmittels umrandet, so können die nicht starren Gebilde allmählich starr werden, es können auch Gebilde, welche anfangs auf Wasserzusatz noch Veränderungen zeigten, dies allmählich mehr oder minder unbeständig verlieren.

2. Klassifizierung der untersuchten Fixierungsmittel.

Da die Intensität der Effekte: Vakuolisation, Hemmung des Zufliessens, Eintreten von Starre und Wasserunempfindlichkeit bei den einzelnen Fixationsmitteln durchaus nicht paralell geht, so ist es möglich, diese in verschiedene Gruppen prinzipiell ähnlicher Wirkungsweise zu ordnen.

Die untersuchten Fixierungsmittel:

Formalin
Chromsäure
Kaliumbichromat
Alkohol
Pikrinsäure
Platinchlorid
Sublimat
Osmiumsäure

lassen sich in drei Grnppen sondern:

Die erste Gruppe zeigt mehr oder weniger starke Vakuolisation, die anderen Effekte aber nur schwach oder nicht. Hierher gehört:

Formalin
Alkohol
Chromsäure
Kaliumbichromat.

Die zweite Gruppe zeigt neben starker Vakuolisation ein deutliches Hervortreten der anderen Effekte. Hierher gehört:

Pikrinsäure
Platinchlorid
Sublimat

Die dritte Gruppe wird allein repräsentiert durch die Osmiumsäure. Die Vakuolisation ist ganz gering, die anderen Effekte aber stark hervortretend.

3. Klassifikation der Intensität der Effekte.

a) Vakuolisation.

Da der Verlauf der Vakuolisationserscheinungen immer prinzipiell derselbe war, so will ich, um Wiederholungen zu vermeiden und die Möglichkeit eines übersichtlichen Vergleiches zu haben, fünf verschiedene Grade der Intensität festlegen.

Bei der ersten Annäherung von Fixationslösungen zeigen sich (etwa auftretendes Vergehen bestehender Vakuolen vakuolisierter Gebilde mögen hier ausser Acht gelassen werden) an homogenen Gebilden zunächst kleinste, punktförmige Vakuolen. Dies möge als erster Grad bezeichnet werden. Die Vakuolen wachsen an; ist die Wirkung des Mittels nicht eben stark, so geschieht dies bis zu einer Vakuolengrösse von $1/2$ bis 1 μ durch Aufschwellen, von da ab (bis ca. 2 μ) durch Ineinanderplatzen der Vakuolen welche so an Zahl abnehmen; 2. Grad. Die Zahl der Vakuolen braucht sich aber nicht

zu vermindern, sondern sie können bei stärkerer Wirkung bis auf 2 bis 4 μ aufschwellen, wobei die Wände stark verdünnt werden; die Kammern bleiben noch rund; 3. Grad. Die Vakuolen wachsen weiter, die gegenseitigen Tangierungsflächen werden bei der zunehmenden Verdünnung der Wände grösser, die Vakuolen platten sich pflanzenzellenförmig ab; 4 Grad.

Die bisher flüssig gewesene Wandsubstanz, welche schon beim 4. Grade an Zähigkeit gewonnen hat, wird starr, die zusammenstossenden Schaumwände sind, wenn dies schichtweise von aussen nach innen fortschreitet, in Bezug auf Oberflächenspannung nicht mehr gleichwertig; die Winkel unter denen feste und flüssige zusammenstossen, kann in wechselndem Grade von der bisher allgemeinen Grösse von 120° abweichen[1]. Die Wände können Rine und Lücken erhalten, die Vakuolen völlig unregelmässige Formen annehmen. Es können aber auch die pflanzenzellenähnlichen Vakuolen plötzlich schwinden und die Komplexe zu gefalteten oder geplatzten Lamellen werden; 5. Grad.

1. Grad: kleine, dichte Vakuolen.
2. Grad: verhältnismässig wenige, mittlere (ca. 2 μ) Vakuolen.
3. Grad: dichte mittlere oder grosse (4—5 μ) Vakuolen. Schaumwände dünn.
4. Grad: pflanzenzellenförmig abgeplattete Vakuolen.
5. Grad: deforme Vakuolen oder geplatzte oder gefältelte Lamellen (Starre).

b) Starre.

Aus denselben Gründen wie bei der Vakuolisation empfiehlt es sich auch für die Konstatierung der Starre (und der Wasserunempfindlichkeit) eine Klassifikation einzuführen.

Die Starre wurde geprüft durch Drücken mit einer abgerundeten Spitze auf das Deckglas und Beobachten der damit hervorgerufenen Effekte. Da die Gebilde verschiedene Grösse haben, und die kleineren derselben von den Fixiationsmitteln mehr beeinflusst werden als die grösseren, diese wieder in ihrer Peripherie eher als in ihrem Zentrum, so war folgende Einteilung möglich:

1. Grad: Hohlkörper werden deformiert und reissen zu ganz platten, sectorenförmigen Stücken auseinander; die grösseren Gebilde sind weich.
2. Grad: Hohlkörper brechen zu wenig deformierten, plastischen Stücken auseinander, mittlere Gebilde zeigen Kerben am Rande, grössere geknitterte Aussenhaut.

---

[1] Nach Quincke sind flüssige Schaumwände, deren Dicke grösser ist, als die doppelte Wirkungsweite der Molekularkräfte, in Bezug auf Oberflächenspannung gleichwertig, treffen daher innerhalb einen Schaumes in Winkeln von 120° aufeinander. An feste setzen sich flüssige Schaumwände unter dem Winkel von 90° an. S. z. B. Wiedemanns Annalen, IV. F. B. 11, S. 453.

3. Grad: Hohlkörper brechen ohne vorhergegangene Deformation, mittlere Gebilde zeigen deforme Bruchstücke, grössere Randkerben.
4. Grad: Hohlkörper brechen in kleine Stücke, mittlere Gebilde in wenig oder nicht deformierte Stücke. Das Zentrum grösserer ist noch plastisch.
5. Grad: Auch die grösseren Gebilde brechen in wenig oder nicht deformierte Stücke.

Wie man sieht, kommt es beim Druckversuch nicht darauf an, immer ganz genau denselben Druck auszuüben, da ja nicht der zum Zerbrechen etc. notwendige Grad gemessen, sondern nur beobachtet wird, in welchen Formen die Gebilde überhaupt zerbrechen [1].

c. Wasserunempfindlichkeit.

Die Wasserunempfindlichkeit wurde geprüft durch Durchsaugen von Wasser unter dem Deckglase während der mikroskopischen Beobachtung, sodann, was bei den höheren Graden besonders nötig ist, durch nachfolgenden Druckversuch.

Die Beobachtung des Sichwiederabrundens, des Anschwellens, des Schwindens der Vakuolen, sowie der Differenz der Druckversuche vor und nach dem Wasserzusatz, gibt einen so scharfen Einblick in das Verhalten gegen Wasser, wie man ihn überhaupt nur verlangen kann.

1. Grad: Das Zerfliessen (Aufschwellen der Vakuolen, Vergehen derselben unter gleichzeitigem Zerfliessen der Wandsubstanz) ist verlangsamt, es tritt erst nach längerer Zeit der homogene Zustand ein.
2. Grad: Ein grösserer Teil der aufgeschwollenen und teilweise geplatzten Vakuolen bleibt bestehen.
3. Grad: Aufschwellen der Vakuolen, dann mässige Abnahme der Vakuolisation.
4. Grad: Geringes Aufschwellen der Vakuolen. Pflanzenzellenförmige werden abgerundet.
5. Grad: Keine Wirkung.

Bei Grad 1—3 treten beim Zuströmen des Wassers kleine Vakuolen in der Substanz der Wände auf.

Im Speziellen wurde so vorgegangen: Zunächst wurden während des Durchsaugens an Präparaten des eben hergestellten Niederschlages die Vakuolisationserscheinungen beobachtet. Sodann wurden gleiche Teile Nukleïnsäure und Protaminlösung

[1] Diese Druckversuche sind in ganz anderer Absicht vorgenommen als die von Hardy. Dieser Autor zeigte, dass durch Druck bis zu 400 Pfund (engl.) auf den Quadratzoll aus Gallerten mit geschlossenen Schaumkammern und festen Schaumwänden keine Flüssigkeit herausgepresst werden kann, aus solchen mit offenen Kammern schon durch Druck mit der Hand.

5% von $4^3/_4$% schnell gemischt, Fixierungslösung in der 3 bis 4fachen Menge zugesetzt und die Hemmung des Zerfliessens bestimmt. Endlich wurden Druckversuche an vorbehandelten Präparaten vorgenommen und ebenso die Wasserempfindlichkeit geprüft. An Dauerpräparaten wurden nach 24, 48, 72 Stunden oder nach noch längerer Zeit Druckversuche und Prüfung der Wasserunempfindlichkeit vorgenommen.

Die einzelnen Resultate für Vakuolisation etc. sind das Ergebnis der Beobachtung von 12—15 Präparaten.

Die ganze Serie der Beobachtungen wurde nach etwa zwei Monaten vollständig wiederholt.

a) Formalin (Schering) vergl. Tabelle 1.

Tabelle 1.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24St.	nach 48Std.	nach 72St.	noch spät.	sofort	nach 24St.	nach 48St.	nach 72St.	noch spät.	sofort
Formalin 40% .	0					0					II
„ 10% .	0	0			0	0	0			0	II
„ 5% .	0					0					I
„ 2,5% .	0	0			0	0	0			0	I

Die Formalinwirkung war sehr gering. Der maximale Effekt trat schon bei 10% Lösung ein.

Beim Zuströmen entstand eine geringe sekundäre Vakuolisation, die vorhandenen Vakuolen wurden nicht beeinflusst und vergingen, wie die anderen, allmählich. Besonders gering war die Wirkung der 5% und 2,5% Lösung.

Das Zerfliessen der Fällung wurde nicht gehemmt.

Beim Druckversuch wurden die sehr weichen Gebilde zu grösseren Komplexen zusammengequetscht und es entstanden gefiederten Blätter ähnliche Formen. Beim Wasserzusatz zeigte sich keine Hemmung der Quellungs- und Zerfliessungserscheinungen.

Eine Zunahme der Wirkung war auch nach 5 mal 24 Stunden nicht zu konstatieren.

b. Alkohol, vergl. Tabelle 2.

Alkohol wurde wegen seiner histologischen Verwendung zu den Fixierungsmitteln gestellt, und soll deswegen auch hier angeführt werden. Da er aber offenbar nur wasserentziehend wirkte, ist er schon bei den „wasserentziehenden" Mitteln besprochen worden.

Tabelle 2.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24St.	nach 48St.	nach 72St.	noch spät.	sofort	nach 24St.	nach 48St.	nach 72St.	noch spät.	sofort
Alkohol absol.	5	4		4	4	0	0		0	0	V
70°	4			3	2	0	0		0	0	IV—V
50°	2			1	1	0	0		0	0	III—IV

Die Vakuolisation ist beim absoluten Alkohol extrem, es entstehen feste Lamellen mit Sprüngen. Mit der Abnahme der Konzentration nimmt diese Wirkung bis zum 3.—4. Grade bei 50 % Alkohol ab.

Die Hemmung des Zerfliessens war beim absoluten Alkohol vollkommen und nahm bei steigender Verdünnung bis zum 2. Grade (50 % Alkohol) ab. Dass sie in der Rubrik „sofort“ grösser ist, als in den übrigen, erklärt sich dadurch, dass eine Verdünnung infolge des Wassergehalts der Luft beim Umranden nicht schnell genug verhindert werden kann, vielleicht auch durch den Wassergehalt des Umrandungsvaselins.

Die Wasserunempfindlichkeit war gleich Null und hob sich auch nach 10 mal 24 Stunden nicht.

c) Chromsäure, vergl. Tabelle 3.

10 % Lösung macht beim Zuströmen eine starke sekundäre Vakuolisation. Die vorhandenen Vakuolen werden verkleinert, selten zum Schwinden gebracht. Beide Arten Vakuolen wachsen sodann in paralleler Weise bis auf 2 μ an, worauf sie sich pflanzenzellenähnlich abplatten. In der Wand der Hohlkörper treten oft kleine Vakuolen auf, die auch bei ziemlich starker Vergrösserung Granulation vortäuschen können.

Tabelle 3.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24St.	nach 48St.	nach 72St.	noch spät.	sofort	nach 24St.	nach 48St.	nach 72St.	noch spät.	sofort
Chromsäure 10 %	1	1	1		2	1	2	2		2	IV
5 %	0	0	0		0	0	1	1		1	IV
1 %	0	0	0		0	0	1	1		1	III

Die Hemmung des Zerfliessens war eine starke.

Auf Druck erwiesen sich die Gebilde als weich, bei Wasserzusatz konnte eine geringe Verlangsamung des Zerfliessens beobachtet werden.

In Dauerpräparaten waren alle Gebilde nach 24 Stunden fein ($^1/_2$-$^3/_4$ μ) vakuolisiert.

Die Starre nahm erst nach 6 Tagen etwas zu (2. Grad). Die Wasserunempfindlichkeit stieg nach 24 Stunden etwas an und blieb auf dieser Höhe (2. Grad).

5 % Lösung beeinflusste die vorhandenen Vakuolen nicht; der sonstige Verlauf der Vakuolisation war der gleiche.

Eine Hemmung des Zerfliessens der Färbung trat nicht ein.

Die Strukturen waren bei Druckversuch und Wasserzusatz vollkommen hinfällig, die Wasserempfindlichkeit nahm nach 24 Stunden ein wenig ab.

1 % wirkte, abgesehen von der geringeren Vakuolisation, in gleicher Weise.

d) Kaliumbichromat, vergl. Tabelle 4.

Tabelle 4.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort
Kaliumbichromat											
12,4 %	1	1	2	2		1	1	2	2		III
5 %	0	0	1	1		0	1	1	1		III

Beim Zuströmen 12,4 % (konzentrierter) Lösung schwinden die vorhandenen Vakuolen, worauf eine äusserst dichte sekundäre Vakuolisation auftritt, etwa wie bei 10 % Chromsäure. Die Vakuolen bleiben aber nicht 2 μ gross, sondern wachsen teils durch Aufschwellen, teils durch Ineinanderplatzen auf 6—10 μ an, wobei sich grössere Komplexe in mehrere, der Anzahl der Zentren grössten Wachstums entsprechende, kleinere Stücke zerschnüren. Die Gebilde werden plastisch; die Starre der Wände ist gegenüber derjenigen der Vakuolen gering. Die mittelgrossen Komplexe, von 30—40 μ Durchmesser, schwellen zu ausserordentlich zierlichen „Gitterkugeln" mit 6—8 μ grossen, etwas abgeplatteten, dünnwandigen Vakuolen auf, allenfalls Radiolarien oberflächlich ähnlich.

Die Hemmung des Zerfliessens war gering; Hohlkörper wurden nur wenige erhalten.

Bei Druckversuch und bei Wasserzusatz ergab sich ein ähnlich geringes Resultat wie bei Chromsäure (1. Grad). Nach 48 Stunden war ein Ansteigen bis zum zweiten Grade zu bemerken, der dann nicht mehr überschritten wurde.

Die Vakuolisation durch 5 % Lösung gab Vakuolen von $1\frac{1}{2}$—2 μ, welche in der Peripherie durch Aufschwellen, im Zentrum durch Ineinanderplatzen sich vergrösserten. Nach 5—10 Minuten begann spontan eine allmähliche Devakuolisation.

Hemmung des Zerfliessens trat nicht ein.

Die Starre und Wasserunempfindlichkeit, sofort geprüft, war gleich Null. Nach 48 resp. 24 Stunden stiegen beide auf den ersten Grad, auf dem sie verblieben.

e) Pikrinsäure, vergl. Tabelle 5.

Tabelle 5.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort
Pikrinsäure 0,6 %	4	4	4		4	3	3	4		4—5	V
0,2 %	2	2	3			2	3	3		4	V
0,1 %	1					1					IV—V

Wie man aus der obenstehenden Tabelle sehen kann, ist die Pikrinsäurewirkung wesentlich verschieden von derjenigen der bisher besprochenen Mittel.

Beim Zuströmen der 0,6 % Lösung verlieren kleine und mittlere vakuolisierte Tropfen rapide ihre Vakuolen und verwandeln sich ebenso wie die schon homogen gewesenen in feste, gefaltete Lamellen mit unregelmässig rundlich begrenzter Kontur. Bei grossen vakuolisierten Gebilden geht nur ein Teil der Vakuolen verloren, der Rest wird deformiert, die Wände erheblich verdünnt und zum Schrumpfen gebracht. Dasselbe passiert auch mit mittleren vakuolisierten Gebilden, wenn das Zuströmen durch Vorlagerung dichter Niederschlagsmassen gestört ist. Grössere homogene Tropfen werden dann in derselben Form vakuolisiert.

Bei Prüfung der Hemmung des Zerfliessens zeigt sich, dass die Hohlkörper fast vollzählig erhalten werden: sie zeigen feine Vakuolisation der Wände, bisweilen sind sie aber in kleine, gleichporige Schaumwände verwandelt.

Bei Prüfen der Starre zeigen sich nur die Centren der grossen Gebilde weich, alles andere bricht scharfkantig auseinander.

Bei Wasserzusatz war die Hemmung der Zerfliessungserscheinungen deutlich. Die Vakuolen schwellen an, mittlere Gebilde (20—50 μ), wurden zu Gitterkugeln. Allmählich platzte ein Teil der Vakuolen, der grössere aber blieb bestehen.

An Dauerpräparaten wurde ein weiteres Ansteigen der Starre nicht beobachtet, wohl ein solches der Wasserunempfindlichkeit. Nach 48 Stunden war nur noch ein geringes Anschwellen der Vakuolen zu konstatieren, nach 6 mal 24 Stunden reagierten die Gebilde kaum noch auf Wasser (4.—5. Grad).

0,2 % Lösung machte beim Zuströmen dieselben Vakuolisationserscheinungen. Sie konservierte Hohlkörper (verhinderte das Zerfliessen) meist ohne Vakuolisation der Wände. Starre und Wasserunempfindlichkeit, sofort geprüft, waren aber weit geringer als bei der konzentrierten Lösung (2. Grad).

An Dauerpräparaten wurde ein Ansteigen der Starre in 3 mal 24 Stunden auf den 3. Grad beobachtet, den sie auch nach 8 mal 24 Stunden nicht überschritt. Die Wasserunempfindlichkeit stieg nach 2 mal 24 Stunden auf den 3., nach 8 mal 24 Stunden auf den 4. Grad.

0,1 % Lösung brachte nur einen Teil der vorhandenen Vakuolen zum Verschwinden. Es erzeugte dann deforme Vakuolen und stellenweise auch gefaltete Lamellen. Diese Strukturen waren aber nur für einige Minuten haltbar: dann rundeten sich die Vakuolen ab und in den gefalteten Lamellen traten oblonge, radial gerichtete Vakuolen auf.

Hohlkörper wurden teilweise erhalten, die Hemmung des Zerfliessens war also deutlich.

Bei sofortiger Prüfung war Starre und Wasserunempfindlichkeit nur vom 1. Grade.

f) Platinchlorid, vergl. Tabelle 6.

Tabelle 6.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort
Platinchlorid 10 %	4	4	4			3—4	4	5			V
5 %	2—3	3	3		3	3	3	3		4	IV
1 %	1	1			1	1	1			2	III–IV

Durch 10 % Lösung erfolgt beim Zuströmen, nachdem die vorhandenen Vakuolen verschwunden sind, Vakuolisation 5. Grades (deforme Vakuolen).

Hohlkörper werden erhalten, die Hemmung des Zerfliessens ist fast absolut. Die Substanz der Wände ist fein vakuolisiert.

Beim Druckversuch erweisen sich alle Gebilde mit Ausnahme des Zentrums der grösseren als starr. Die Wasserempfindlichkeit ist etwas geringer als bei 0,6 % Pikrinsäure und entspricht dem 3.—4. Grade.

In Dauerpräparaten wird ein Ansteigen der Starre nicht bemerkt, dagegen steigt die Wasserunempfindlichkeit nach 24 Stunden auf den 4. Grad und ist nach 2 mal 24 Stunden absolut.

Beim Zuströmen 5 % Platinchloridlösung schwinden die vorhandenen Vakuolen nnd es erfolgte eine Vakuolisation 4. Grades mit pflanzenzellenähnlichen Vakuolen.

Die Hemmung des Zerfliessens der Fällung ist so stark wie bei der 10 % Lösung, doch tritt eine Vakuolisation der Wand der Hohlkörper nicht ein.

Starre und Wasserunempfindlichkeit sind — sofort — geringer, als bei 10 % Lösung, sie erreichten den 2—3 Grad resp. den 3. Grad.

In Dauerpräparaten wurde der 5. Grad der Starre nach 24 Stunden erreicht und nicht mehr überschritten; die Wasserunempfindlichkeit steigt erst nach 4 mal 24 Stunden auf den 4. Grad.

1 % Lösung bringt beim Zuströmen die vorhandenen Vakuolen nur teilweise zum Verschwinden. Die sekundär auftretenden Vakuolen wachsen zu sehr beträchtlicher Grösse, teilweise durch Ineinanderplatzen, es erfolgt aber keine Deformation.

Die Hemmung des Zerfliessens der Fällung ist gering, es werden nur wenige Hohlkörper erhalten.

Starre und Wasserunempfindlichkeit erreichen nur den 1. Grad. Letztere ist nach 4 mal 24 Stunden ein wenig höher (2. Grad).

g) Sublimat, vergl. Tabelle 7.

7,5 % Lösung bringt beim Zuströmen einen Teil der vorhandenen Vakuolen zum Verschwinden. Der Rest erfährt eine Verkleinerung. Dann treten in den so vakuolisierten und den homogenen Tropfen sekundäre Vakuolen auf, deren Wachstum mit der Bildung pflanzenzellenähnlicher Formen abschliesst.

Die Hemmung des Zerfliessens der Fällung ist fast absolut. Jedoch werden die so erhaltenen Hohlkörper fein, oft aber auch relativ grob vakuolisiert (— $^1/_2$ " grosse Vakuolen in der Wand). Bisweilen sind die Hohlkörper sogar in gleichporige, kleine Schaumgebilde verwandelt.

Tabelle 7.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort
Sublimat 7,5 %	4	5			5	4	4—5	5			IV
3,7 %	2—3	3	3	4		3—4	4	4	4		III—IV
1 %	2	2	2		3—4	3	3	3—4		4	II—III
0,5 %	1	1	1		1—2	1	1	1		1	I—II

Die Starre und Wasserunempfindlichkeit erreicht sofort den 4. Grad; erstere wird nach 24, letztere nach 2 mal 24 Stunden absolut.

Durch 3,7 % Lösung werden die vorhandenen Vakuolen nicht merklich beeinflusst. Die sekundäre Vokuolisation erreicht nur den 3. bis 4. Grad; die Vakuolen stehen nicht so dicht und sind durchschnittlich auch kleiner als bei der 7,5 % Lösung.

Die Hemmung des Zerfliessens der Fällung und die Veränderung der Hohlkörper ist die gleiche wie bei der 7,5 % Lösung.

Dagegen ist die Starre sofort nur 2. bis 3. Grades, die Wasserunempfindlichkeit 3. bis 4. Grades.

In Dauerpräparaten steigt nach 3 mal 24 Stunden die Starre bis zum 4. Grad, während die Wasserunempfindlichkeit diesen schon nach 24 Stunden erreicht. Eine weitere Steigerung findet nicht statt.

Beim Zuströmen 1 % Lösung werden die bestehenden Vakuolen nicht alteriert, ein Teil der homogenen Tropfen sogar homogen gelassen. Die sekundär auftretende Vakuolisation hält sich in geringen Grenzen (2. bis 3. Grad).

Das Zerfliessen der Fällung ist gehemmt, Hohlkörper werden zum Teil erhalten und sind dann unverändert.

Starre und Wasserunempfindlichkeit, sofort geprüft, war nur wenig geringer als bei der 5,7% Lösung: 2. bezw. 3. Grades.

In Dauerpräparaten war jedoch das Wachsen dieser Eigenschaften gering. Erst nach 6 mal 24 Stunden wurde der 3. bis 4. Grad erreicht.

0,5% Lösung machte beim Zuströmen keine Beeinflussung der vorhandenen Vakuolen und nur eine sehr geringe sekundäre Vakuolisation.

Eine Hemmung des Zufliessens der Fällung war wenig ausgesprochen, Hohlkörper wurden nur wenige erhalten.

Die sofort geprüfte Starre und Wasserunempfindlichkeit entsprach derjenigen durch 0,1% Pikrinsäure und 1% Platinchlorid herbeigeführten.

In Dauerpräparaten stieg nur die Starre ein wenig, in 6 mal 24 Stunden auf den 1. bis 2. Grad.

h) Osmiumsäure, vergl. Tabelle 8.

Beim Zuströmen 2% Lösung sieht man keine Veränderung, abgesehen davon, dass auf der Seite des Zuströmens einige, spärliche Vakuolen von 3/4 bis 1 1/2 μ auftreten.

Die Hemmung des Zerfliessens der Fällung ist dagegen sehr gross. Der grössere Teil der Hohlkörper bleibt unverändert erhalten.

Tabelle 8.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort
Osmiumsäure 2%	2	5				4	5				0—I
1%	2	5				3—4	5				0—I

Bei sofort vorgenommener Prüfung erwiesen sich die Hohlkörper als starr, die mittleren und grösseren Gebilde aber nur in ihrer Peripherie beeinflusst. Die Wasserunempfindlichkeit ist schon sehr gross, 4. Grades.

In Dauerpräparaten sind schon nach 24 Stunden Starre und Wasserunempfindlichkeit vollkommen.

1% Lösung unterscheidet sich nur dadurch von der 2%, dass die Vakuolisation noch etwas geringer und die Wasserunempfindlichkeit, sofort geprüft, nicht ganz so gross ist.

Am dritten bis vierten Tage, schneller oder langsamer, je nachdem man die Präparate dem Licht aussetzt oder nicht, tritt eine Bräunung der Gebilde ein. In den nächsten Tagen werden diese dunkler und im selben Maße spröde und brüchig. Nach sechs bis acht Tagen ist die Schwärzung namentlich der dickeren Elemente intensiv.

C. Zur Theorie der Fixationswirkung.

Wie haben wir die verschiedenen durch Fixationsmittel bewirkten Effekte im einzelnen zu bewerten, in welcher Weise

mit den durch „wasserentziehende“ Mittel bewirkten zu vergleichen sowie mit den Erscheinungen der Fällung (aus Lösungen) zu identifizieren, wie endlich mit der histologischen Fixation des Protoplasmas in Verbindung zu bringen?

I. Vakuolisation.

Eine Gallerte ist nach der Nomenklatur Quinckes ein Schaum, dessen Kammern so klein sind, dass sie sich der mikroskopischen Sichtbarkeit entziehen [1]). Eine Grundsubstanz — resp. Wandsubstanz — bestehend aus einer Lösung von Wasser im Colloïd, enthält Tröpfchen einer Lösung von Colloïd in Wasser. Die Lösung eines Colloïds besteht nach der geltenden Theorie aus Teilchen (flüssig nach Quincke, fest nach Bredig) einer Lösung von Wasser im Colloïd, suspendiert in einer (wenig konzentrierten) Lösung von Colloïd in Wasser.

Ob nun die suspendierten Teilchen der colloïdalen Lösung oder die suspendierten Teilchen der Gallerte sich miteinander vereinigen, erscheint prinzipiell nicht verschieden.

Das erstere geschieht bei der Fällung aus colloïdalen Lösungen, das zweite bei der Vakuolisation von Gallerten, denn ein Anwachsen ultramikroskopischer Vakuolen einer flüssigen Gallerte zu mikroskopisch sichtbarer Grösse ist ohne Platzen von Vakuolenwänden nicht denkbar, wie die Beobachtung des Wachsens mikroskopischer Vakuolen zeigt.

Es entspricht also die Fällung der Vakuolisation.

Experimentell hat dies Hardy [2]) bewiesen. Er löste wenig Gelatine in konzentrierter Sublimatlösung und bekam beim Abkühlen Ausscheidung von Gelatinetröpfchen, die H_2O und $HgCl_2$ gelöst enthielten; bei mittlerer Konzentration der Gelatine erfolgte ein Zusammenfliessen zu Netzen. Bei einem Gehalt von mehr als 4 % Gelatine erhielt er Wabenstruktur; nicht die Tröpfchen erstarrten, sondern die Masse um die Tröpfchen herum [2]) [3]). Ähnlich verhielt sich das System Alkohol-Wasser-Gelatine beim Abkühlen.

---

[1]) Vergl. Wiedemanns Annalen, 4. Folge, Bd. IX, S. 1009—1014.

[2]) Journal of physiol. Bd. XXIV, S. 173 u. 184.

[3]) Etwas ähnliches beobachtete Bütschli (Unters. üb. Strukt. S. 150) an mit Chromsäure behandelter Gelatine.

Dasselbe kann man sehr einfach auch folgendermassen erhalten: Man lasse einen Tropfen 2—5 % Nucleïnsäurelösung (nach A. Fischer ein Granulabildner) auf einem Objektträger soweit eintrocknen, dass ein peripherer, schmaler, fester Rand entsteht und setze dann ein mässig starkes Fällungsmittel, z. B. 3 % Platinchlorid hinzu. Dann wird die Randpartie vakuolisiert, während im Zentrum Granula (resp. Cavula) ausfallen.

Ausserdem ist die Fällung in Granulaform (Fischer) mit einer Vakuolisation verbunden, was übrigens Quincke an zahlreichen anorganischen und organischen Colloïden beobachtet hat.

Fischer gab ein Verfahren an, Gemische von Granulis aller Grössen zu züchten[1]. Er bediente sich dabei 40 % Albumoselösung und verschiedener Methoden der Ausfällung. Ich suchte dasselbe mit Nucleïnsäure zu erreichen. was auch gelang. Die grösseren Elemente erwiesen sich aber bei eingehender Beobachtung mit maximaler Vergrösserung als vakuolisiert: als Hohlkörper oder mehrkammerige kleine Schaumkomplexe. Ich habe sie so beschrieben und abgebildet[2]. Von den mittleren und kleineren Granulis nahm ich damals an, dass sie solide Gebilde wären und nur Differenzierung im zentralen feinkörnigen und peripheren geschichteten Teil zeigten. Ich stützte mich auf Präparate, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Jetzt kann ich nachweisen, dass auch die kleinen Granula Hohlkörper sind. Färbt man die auf einem Deckglase aufgetrocknete Platin-Fällung mit 0,5—1,0 % Neutralrotlösung nicht zu stark, spült ab, lässt trocknen und führt in etwas eingedickten Kanadabalsam über, so sieht man in den grossen und mittleren Granulis eine oder mehrere, in den kleineren meist eine Gasblase innerhalb der rot gefärbten Substanz. Die kleinsten imponieren oft zunächst als Gasblasen, um die herum man erst bei maximaler Vergrösserung einen Mantel roter Substanz entdeckt. Das Zustandekommen dieser Bildungen ist so zu denken, dass die zuerst durch Platinwirkung ausfallenden zunächst flüssigen Tröpfchen sich vereinigen, dass dabei wässerige Flüssigkeit eingeschlossen wird, oder dass durch die Anwesenheit der Platinlösung Vakuolisation erfolgt.

---

[1] l. c. S. 38.

[2] Vergl. Arch. mikr. Anat. Bd. 62, S. 424.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass es von der Konzentration der Colloïdlösung abhängig ist, ob Fällung oder Vakuolisation eintritt, sowie dass die Fällung selbst Schaumkörper einfachster (Hohlkörper) oder komplizierterer Art (kleine Schaumkomplexe) hervorrufen kann. Ich kann daher nicht dem prinzipiellen Unterschied beistimmen, den Fischer zwischen Granula- und Schaumstruktur macht[1]).

Ausser dieser engen Beziehung zwischen Vakuolisation und Fällung besteht noch eine weitere zwischen Vakuolisation und Emulsion einer Gallerte. Es ist dies von Quincke wiederholt betont worden[2]) und wir konnten auch an unserem Material beobachten, dass Chlorcalcium in 5 % und 30 % Lösung Vakuolisation macht, in 10 % Emulsion. Ob bei einem Mittel das eine oder andere eintritt, hängt davon ab, ob man die für Emulsion optimale Konzentration getroffen hat oder nicht.

Quincke fasst Fällung, Vakuolisation und Emulsion als nur graduell verschiedene Folgen eines und desselben Vorganges auf, der Ausbreitung einer dritten Flüssigkeit an der Grenze der Teilchen konzentrierter Colloïdlösung gegen die umgebende, wenig konzentrierte, resp. an der Grenze von Gallerte und umgebender Flüssigkeit. Diese Ausbreitung erfolgt, wenn diese dritte Flüssigkeit die Oberflächenspannung an der Grenze herabsetzt und ruft Wirbelströmungen hervor, welche die Teilchen konzentrierter Colloïdlösungen zusammenführen (Fällung), resp. zum Platzen von Schaumwänden Veranlassung geben (Vakuolisation). Sind die Wirbel in der den Gallertkomplex umgebenden Flüssigkeit sehr stark, so werden von der Gallerte Teilchen losgerissen, emulgiert.

Gänzlich anders fasst Hardy den Vorgang der Sedimentierung von Suspensionen und der Fällung von colloïdalen Lösungen auf. Nach ihm haben die suspendierten Teilchen der Colloïdlösung positive oder negative elektrische Ladung. Die guten Fällungsmittel sind fast ausnahmslos Elektrolyte, also dissoziiert und ihre Zonen elektrisch geladen. Wird eine solche Lösung zur Colloïdlösung gesetzt, so neutralisieren sich im Falle der Fällung die Ladungen, es tritt der Zustand der Isoelektrizität

[1]) Vergl. auch Hardy l. c., S. 164.

[2]) Vergl. Wiedemanns Annalen, 4. Folge, Bd. 9, S. 1016.

ein, der wegen der dann bestehenden maximalen Höhe der zwischen Colloïdteilchen einerseits und wässeriger Umgebungsflüssigkeit andererseits bestehenden Oberflächenspannung und der dadurch bewirkten minimalen Berührungsfläche die Bedingungen der Trennung am günstigsten macht (Bredig)[1]. Mehrfach geladene Zonen müssten also stärker fällend wirken und tun dies auch nach Hardy, was Quincke lebhaft bestritten hat[2], während andere Hardys Beobachtungen bestätigen.

Weitere Beiträge zur Theorie der Colloïdfällung hat namentlich die Literatur der letzten Zeit gebracht[3]. Ich nenne hier nur die Namen von Hofmeister, Spiro und Pauli. (Höber gibt in seinem Buche eine sehr gute Darstellung des augenblicklichen (d. h. bis 1902) Standes der Frage).

Es ist aber bei meiner von denjenigen dieser ausgezeichneten Arbeiten vollkommen verschiedenen Fragestellung nur in einzelnen Punkten möglich, eine Beziehung herzustellen. Ausserdem ist die ganze Frage noch so im Fluss, dass es nicht möglich erscheint, eine Anschauung zu gewinnen, die nicht bestritten werden könnte.

Unter dem Eindrucke der Chorcalciumwirkung habe ich mich in meiner vorläufigen Mitteilung an die Quincke'sche Theorie gehalten und tue es auch jetzt mit der im eben Gesagten liegenden Einschränkung.

Durch die wasserentziehenden und fixierenden Mittel wurden morphologische Veränderungen an den homogenen Komplexen erzeugt, die Vakuolisation, welche ebenso wie die Devakuolisation vakuolisierter Gebilde eine Umänderung der vorhandenen Struktur bedeutet. Dies nennen wir, wenn es am histologischen Objekt erzeugt wird, Kunstprodukt[4]. Da, wie wir gesehen haben, der Vakuolisation der Gallerte die Fällung der colloïdalen Lösung gleichsteht, ist es klar, dass A. Fischer, als er dem Begriffe der Fixation durch Fällung gelöster Eiweisskörper näher zu kommen suchte, Kunstprodukte erhalten musste, und dass sein skeptischer Standpunkt ein absolut richtiger war. Man sieht

[1]) Siehe Höber, l. c. S. 170.

[2]) Wiedemanns Annalen, 4. Folge, Bd. 7, S. 60.

[3]) Hofmeisters Beiträge, Bd. 2, 3, 4, 5.

[4]) Kunstprodukte werden natürlich auch bei ungenügender Fixation durch die Nachbehandlung hervorgerufen.

aber auch, dass seine Versuchsanordnung ein sehr mangelhaftes Bild des Fixationsvorganges gibt.

Wovon ist nun das Zustandekommen und der Grad der Vakuolisation abhängig?

Vakuolisation kann eintreten durch Wasseraufnahme. Stellt man den Niederschlag von nucleïnsaurem Protamin durch Mischen je eines Tropfens Lösung der Komponenten und saugt unter dem aufgelegten Deckglase Wasser durch, so erfolgt eine schwache Vakuolisation. Die nach der Reaktion die Fällung umgebende Flüssigkeit, welche eine gewisse Menge Substanz gelöst enthielt, war mit den homogenen Gebilden im Gleichgewicht und dieses wurde durch Ersetzen derselben durch reines Wasser gestört. Ebenso ist die Vakuolisation resp. die Vermehrung der Vakuolisation zu beurteilen, die man durch Wasserzusatz zu Präparaten erhält, welche mit wasserentziehenden oder fixierenden Mitteln vorbehandelt wurden.

Die Vakuolisation auf Zusatz wasserentziehender und fixierender Mittel aber ist durch Austritt oder durch Abscheidung von Wasser bedingt. Unzweifelhaft ist dies bei den hohen Konzentrationen, bei den niederen muss aber das gleiche gelten, denn sonst würde man bei den mittleren Konzentrationen keinen Effekt und nach oben und unten hin ein Ansteigen desselben sehen, was niemals der Fall war.

1. Wasserentziehende Mittel.

Den Verlauf der Einwirkung haben wir bei der Besprechung der einzelnen Mittel kennen gelernt und gesehen, dass, nach den morphologischen Veränderungen zu schliessen — vom Alkohol in höherer Konzentration müssen wir absehen, da er andere Verhältnisse der Oberflächenspannung schafft — erst die Rinde der Gebilde an Wasser verarmt, dass sie sich dann allmählich mit dem Zentrum wieder ins Gleichgewicht setzt usw.

Die Vakuolisation durch 25 % Traubenzuckerlösung war keine deforme, es trat Starre nicht ein und ganz allmählich schwanden die Vakuolen wieder. Bei den Salzlösungen trat Starre ein, die Vakuolen wurden deform und der erzeugte Zustand blieb bei Anwesenheit der Lösung bestehen.

Am schwächsten wirkte Traubenzuckerlösung von 25 %, weit stärker Kochsalzlösung von 15 %, etwa ebenso Chlorcalcium-

lösung von 10 %, weit schneller solche von 30 %. Gibt es nun eine diesen doch sehr verschiedenen Lösungen gemeinsame Eigenschaft, welche diese aufsteigende Skala erklären könnte? Wir finden sie in den osmotischen Drucken.

Tabelle 9.

	1 Prozentgehalt	2 Molekulargewicht	3 Molekulare Konzentration	4 Osmotischer Druck (Dampfdruck) kg	5 Dissoziation	6 korrigierter osmotischer Druck kg
Traubenzucker . .	25	180	1,85	41,4	—	—
Kochsalz	15	58	3,04	67,2	53%	103
Chlorcalcium . . .	30	110	3,9	87,2	20%	?
„ . . .	10	—	1,01	22,6	50%	?
„ . . .	5	—	0,53	11,9	60%	?
Alkohol	—	—	—	—	—	—
Formalin	—	—	—	—	—	—
Chromsäure . . .	10	100 [1])	1,11	24,9	46%	? 36,4
„ . . .	5	—	0,53	11,9	50%	? 17,8
„ . . .	1	—	0,10	2,3	—	—
Kaliumbichromat .	12,4	242	0,58	13,9	55%	21,5
„ .	—	—	0,22	4,9	58%	7,7
Pikrinsäure . . .	0,6	229 [2])	0,026	0,59	47%	0,87
„ . . .	0,2	—	0,0088	0,197	49%	0,29
„ . . .	0,1	—	0,0044	0,098	49%	0,15
Platinchlorid . . .	10	417 [3])	0,26	5,8	?	—
„ . . .	5	—	0,13	2,8	?	—
„ . . .	1	—	0,024	0,58	?	—
Sublimat	7,5	270	0,30	6,7	ca. 1%	—
„ . . .	3,7	—	0,142	3,2		
„ . . .	1	—	0,037	0,84	ca. 1½%	—
„ . . .	0,5	—	0,019	0,42		
Osmiumsäure . . .	2	255	0,08	1,79	?	—
„ . . .	1	—	0,04	0,89	?	—

In der umstehenden Tabelle 9 sind die osmotischen Drucke nach dem van t'Hoff'schen Gesetze berechnet, wonach eine Substanz in Lösung denselben Druck ausübt, als wenn sie im

[1]) $Cr\,O_3$.

[2]) $C_6\,H_2\,(NO_2)_3\,OH$.

[3]) $H_2\,Pt\,Cl_6$.

selben Volumen in Gasform vorhanden wäre. Der osmotische Druck ist also proportional der anolekularen Konzentration. Eine Normallösung hat 22,4 Atmosphären osmotischen Druck. Dieser ist bei Salzlösungen, welche dissoziiert (in ihre Jonen) sind, dieser Dissoziation entsprechend grösser. Diese ist leider nur von einem Teil der von mir verwendeten Lösungen bekannt und wurde in der Tabelle nach den Tabellen 1 und 8a in Kohlrausch und Holborn, Leitfähigkeit der Elektrolyte[1]), berechnet, bis auf die Werte für Pikrinsäure, welche der Arbeit von Rothmund und Drucker[2]) entnommen sind.

Es leiden aber die Berechnungen an dem Fehler, dass van t'Hoffs Gesetz nur für verdünnte Lösungen gilt und die Gesetze konzentrierter Lösungen, wie wir sie vielfach verwenden mussten, wenig bekannt sind, weshalb die berechneten Zahlen nur einen gröberen Vergleich vertragen.

In Kolonne 4 findet man die nicht korrigierten osmotischen Drucke. Für Traubenzuckerlösung von 25% beträgt er 41,4 kg, für Kochsalzlösung 15% 67,2 kg, für Chlorcalciumlösung von 30% 82,2 kg. Berücksichtigt man die Dissoziation, die bei Traubenzucker nicht stattfindet, so steigt der Wert für die Kochsalzlösung auf über 100 kg; der Wert für die Chlorcalciumlösung ist vielleicht noch einmal so gross, lässt sich aber nicht bestimmen, weil sich der Einflusses der Hydratbildung und der dadurch vermehrten Anzahl der Jonen nicht übersehen lässt. Das Gleiche gilt natürlich auch für die beiden anderen Konzentrationen von Chlorcalcium.

Trotzdem aber kann man wohl sagen, dass die Abstufung der Vakuolisationswirkung einen Zusammenhang mit der Höhe des osmotischen Druckes haben muss, so weit man dies bei einer so kurzen Reihe behaupten darf.

2. Fixierungsmittel.

Die maximale Wirkung eines Mittels ist mehrfach schon bei mittlerer Konzentration erreicht:

Formalin 10%
Chromsäure 5%

---

[1]) Leipzig 1898.
[2]) Zeitschrift für physikal. Chemie, Bd. 46.

Kaliumbichromat 5 %
Pikrinsäure 0,2 %
Annähernd auch Sublimat 3,7 % (3.—4. Grad, 7,5 % 4. Grad).

Abgesehen von den histologisch durchaus unsinnigen Lösungen von 10 % und 5 % Chromsäure, sowie 12,4 % Kaliumbichromat, welche untersucht wurden, um die maximale Wirkung, resp. um überhaupt eine deutliche Wirkung zu haben, reicht keine im osmotischen Druck auch annähernd an die für 5 % Chlorcalciumlösung berechnete Grösse heran. Dieser kann also hier nicht wie dort die Ursache für die produzierte Vakuolisation abgeben; er kann allenfalls eine genügende Erklärung für die etwa auftretende Devakuolisation oder eine schwache Vakuolisation sein, nicht aber für die starke und zum Teil extreme Wirkung[1]).

Es scheint mir diese Ursache darin zu liegen, dass die Fixierungsmittel chemische Verbindungen mit dem Objekt eingehen, welche nicht die Fähigkeit haben, soviel Wasser durch Quellung oder Lösung zu enthalten, wie dies das nucleïnsaure Protamin tut. In den ultramikroskopischen Schaumwänden wird Wasser in Form kleiner Vakuolen ausgeschieden, die Wände dabei stellenweise unter die doppelte Wirkungsweite der Molekularkräfte verdünnt[2]) (0,0005 mm). Die Oberflächenspannung wird an diesen Stellen geringer und die Wände kommen dadurch zum Platzen. — Die Oberflächenspannung wird bei der chemischen Umwandlung, wie die grössere Plastik der Gebilde zeigt, grösser. — So entstehen mikroskopisch sichtbare Vakuolen, welche weitere kleine Vakuolen aufnehmen und so wachsen können.

Es kommt aber auch, wie man an dem Aufschwellen der peripheren und dem Platzen der zentralen Vakuolen sehen kann, auch zu Strömungen innerhalb der Gebilde, solange diese noch nicht starr sind. Bedingt wird diese offenbar durch den Unterschied des Gehalts an Fixationsmittel, die zu Differenzen in der Oberflächenspannung und damit zu Ausbreitungserscheinungen Anlass gibt.

Erstarren die Gebilde schichtweise, so werden die Vakuolenwände in Bezug auf Oberflächenspannung ungleich und es kommt zur Deformation der Vakuolen. Dringt das Fixierungsmittel

[1]) Die indifferente 25 % Traubenzuckerlösung vom osmotischen Drucke 41,4 kg macht nur Vakuolisation 3. Grades.

[2]) Quincke, Wiedem., Annalen, 4. Folge, Bd. IX, S. 1012.

schnell durch alle Schichten der Gebilde, so können, falls das Erstarren erst danach eintritt, die — meist nicht sehr zahlreichen Vakuolen platzen und sich beim Erstarren gefaltete (Pikrinsäure) oder gesprungene (Alkohol) Lamellen bilden.

Bei der Vakuolisation durch wasserentziehende Mittel in ihrer reinen Form wird das nucleïnsaure Protamin chemisch nicht verändert, es wird Wasser nach aussen abgegeben. Bei derselben durch Fixierungsmittel tritt aber eine chemische Veränderung ein, welche hauptsächlich die Vakuolisation bedingt. Bei der ersten Art ist also das Verhalten des Testobjekts ein passives, bei der zweiten ein aktives. Die Bewegungserscheinungen, welche unmittelbar die Vakuolisation hervorrufen, scheinen nur in beiden Fällen gleicher Art Ausbreitungserscheinungen zu sein.

Bei der Betrachtung der Grössen der osmotischen Drucke für die Fixationslösungen ist eines auffällig, dass nämlich der Grad der Vakuolisation, also die Fähigkeit, Kunstprodukte herbeizuführen, in keiner Weise dem osmotischen Drucke parallel geht. Pikrinsäure von 2 %, vom osmotischen Drucke 0,29 kg macht Vakuolisation 5. Grades, Osmiumsäure von 2 % vom osmotischen Drucke von 1,8 kg keine oder nur solche 1. Grades. Sublimat von 3,7 % vom osmotischen Drucke 3,2 kg macht Vakuolisation 3.—4., solches von 7,5 %, vom osmotischen Drucke 6,7 %, dem höchsten der von Fixierungslösungen überhaupt erreicht wird, nur Vakuolisation 4. Grades. 5 % Platinchlorid vom osmotischen Druck 2,8 kg kommt auf den 4., 5 % Kaliumbichromat von 4,9 kg osmotischem Druck auf den 3. Grad der Vakuolisation.

Hieraus folgt, dass es nicht wichtig ist, isotonische Fixierungslösungen zu verwenden. Dies scheint mir ebenso für das Protoplasma zu gelten, da dieses wohl kaum leichter beweglich und schärfer auf Konzentrationsunterschiede reagierend ist, als das nucleïnsaure Protamin. Es entspricht dies den auf anderen Überlegungen bassierenden Meinung Tellyesniczkys[1]), es widerspricht dies den Bestrebungen Sjöbrings[2]) und Höbers[3]), denen sich Spalteholz[4]) anschliesst.

---

[1]) Encyclopadie der mikroskopischen Technik: Artikel Fixation, Bd. 1, S. 381.
[2]) Anat. Anzeiger, Bd. 14, S. 276.
[3]) l. c., S. 56.
[4]) Mikroskopie und Mikrochemie.

II. Starre und Wasserunempfindlichkeit.

Dass anfangs flüssige, ölige oder harzige Niederschläge beim längeren Stehen unter dem Fällungsmittel allmählich fest und pulverisierbar werden können, ist eine namentlich bei physiologisch-chemischen Arbeiten oft gemachte Beobachtung.

Quincke hat die Bildung von Niederschlägen von anorganischen und organischen Colloiden ausführlich und systematisch untersucht und kommt zum Schluss[1]), dass chemische Niederschläge durch periodische Abscheidung flüssiger, chemischer Verbindungen entstehen, die erst später, nach Sekunden, Stunden oder Monaten, erstarren.

Durch die histologische Fixation suchen wir neben der Erhaltung der vitalen Formen das Objekt so widerstandsfähig zu machen, dass es die auf die Fixation folgenden Prozeduren des Auswässerns und Härtens, eventuell Entkalkens, ohne Veränderung ertragen kann.

Diesen Erfordernissen aber genügen nur Strukturen, welche in ihren wichtigen Teilen wenigstens, namentlich in den Kernen, starr und unempfindlich gegen Wasser sind. Der Flüssigkeitsaustausch wird dann immer noch durch feine Spalten und Sprünge, die unbemerkt bleiben könnten, möglich. Ob dies bei der gewöhnlichen Fixation des Protoplasmas der Zellen erreicht wird, scheint zweifelhaft, da sonst die Alkoholhärtung nicht notwendig wäre. Aber gerade durch diese erhält man vielfach Kunstprodukte[2]).

Starrwerden und Wasserunempfindlichwerden haben wir an unseren mit Fixierungsmittel behandelten Testobjekten beobachten können. Diese beiden Effekte treten neben der Vakuolisation auf und wie wir letztere als Erscheinung des „Kunstprodukts“ bezeichnet haben, wollen wir die beiden ersteren Effekte Fixationserscheinungen nennen.[3])

Ihre Stärke ist bei Formalin, Alkohol, Chromsäure und Kaliumbichromat eine so geringe, dass ich diese Mittel in der vorläufigen Mitteilung als wirkungslos (in Bezug auf Fixation) bezeichnet habe. Formalin hat gar keinen Effekt, Alkohol

[1]) Wiedem. Annalen, 4. Folge, Bd. 7, S. 643.

[2]) Hardy l. c. 178. Hänge man Streifen Pancreas oder Leber vom Frosch in Sublimat, so behalten sie ihre Länge, verkürzen sich aber um 18%, wenn sie darauf in Härtungs-Alkohol getan werden.

[3]) Vergleiche die Tabelle 10.

bewirkt wohl Starre, aber die durch ihn erzeugten Strukturen sind auch nach wochenlanger Wirkung wasserempfindlich und vollkommen reversibel. Eine geringe Wirkung, allmählich ansteigend bis zum 2. Grade, ist Chromsäure und Kaliumbichromat eigen, aber vergleicht man diese Wirkung mit derjenigen der nächsten Gruppe, so kann man sie fast ausser Acht lassen.

Pikrinsäure, Platinchlorid und Sublimat wirken viel stärker.

0,6% Pikrinsäure macht sofort Starre vierten Grades; die Wasserempfindlichkeit ist nach 48 Stunden fast geschwunden (4. Grad) und vermindert sich nach weiteren Tagen noch ein wenig (4.—5. Grad). Mit 0,2% Lösung sind die Effekte etwa eine Stufe schwächer, 0,1% Lösung wirkt nur noch wenig.

Mit Platinchlorid von 10% kommt man sofort auf Starre 4. Grades. Die Wasserunempfindlichkeit wird nach 48 Stunden absolut. Die Wirkung der 5% Lösung entspricht etwa der 0,2% Pikrinsäure, ebenso 1% Platinchlorid, 0,1% Pikrinsäure.

Noch stärker wirkt Sublimat 7,5%. Die Starre ist sofort 4. Grades, nach 24 Stunden aber schon absolut. Die Wasserempfindlichkeit ist, wie beim 10% Platinchlorid, nach 48 Stunden aufgehoben, aber schon sofort und nach 24 Stunden kaum zu konstatieren (4. resp. 4.—5. Grad). Die 3,7% Lösung wirkt stärker und schneller als 5% Platinchloridlösung: der 4. Grad von Starre und Wasserunempfindlichkeit ist nach 3 mal 24 Stunden erreicht. 1% Sublimatlösung gleicht etwa 5% Platinchloridlösung; 0,5% etwa 1% Platinchloridlösung.

Osmiumsäure endlich verursacht sofort keine grosse Starre (2. Grad), aber grosse Wasserunempfindlichkeit (2% Lösung 4., 1% 3.—4. Grad). Schon nach 24 Stunden sind beide Effekte maximal.

Vergleichen wir die Ergebnisse für Vakuolisation und Starre + Wasserunempfindlichkeit, so fällt Stärke der Vakuolisation und Stärke der Fixation durchaus nicht zusammen. Alkohol, Chromsäure und Kaliumbichromat zeigen starke Vakuolisation, keine oder geringe Fixation, Osmiumsäure fast keine Vakuolisation, dafür sehr starke Fixation. Sublimat hat eine verhältnismässig schwache Vakuolisation bei starker Fixation.

Es beweist dies, dass die Beobachtung der Vakuolisation (bezw. Fällung aus Lösungen) keinen Massstab abgibt für die

fixierenden Eigenschaften eines Mittels, ja sogar, dass sie — bei der Osmiumsäure — vollkommen im Stiche lassen kann.

Die Fixationserscheinungen haben, wie wir nach der Vakuolisationswirkung postulieren mussten (wenn man vom Alkohol absieht) ihren Grund in der chemischen Umwandlung des Testobjekts. Es muss dies betont werden, weil daraus folgt,

Tabelle 10.

	Starre					Wasserunempfindlichkeit					Vakuolisation
	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort	nach 24 St.	nach 48 St.	nach 72 St.	noch spät.	sofort
Formalin 40 %	0					0					II
„ 10 %	0	0			0	0	0			0	II
„ 5 %	0					0					I
„ 2,5 %	0	0			0	0	0			0	I
Alkohol absol.	5	4		4	4	0	0		0	0	V
„ 70 %	4			3	2	0	0		0	0	IV—V
„ 50 %	2			1	1	0	0		0	0	III—IV
Chromsäure 10 %	1	1	1		2	1	2	2		2	IV
„ 5 %	0	0	0		0	0	1	1		1	IV
„ 1 %	0	0	0		0	0	1	1		1	III
Kalibichrom. 12,4 %	1	1	2	2		1	1	2	2		III
„ 5 %	0	0	1	1		0	1	1	1		III
Pikrinsäure 0,6 %	4	4	4		4	3	3	4		4—5	V
„ 0,2 %	2	2	3		3	2	3	3		4	V
„ 0,1 %	1					1					IV—V
Platinchlorid 10 %	4	4	4			3—4	4	5			V
„ 5 %	2—3	3	3		3	3	3	3		4	IV
„ 1 %	1	1			1	1	1			2	III—IV
Sublimat 7,5 %	4	5			5	4	4—5	5		5	IV
„ 3,7 %	2—3	3	3	4		3—4	4	4	4		III—IV
„ 1 %	2	2	2		3—4	3	3	3—4		4	II—III
„ 0,5 %	1	1	1		1—2	1	1	1		1	I—II
Osmiumsäure 2 %	2	5				4	5				0—I
„ 1 %	2	5				3—4	5				0—I

dass sich zum Studium der Fixationserscheinungen als Testobjekt nur solche Körper eignen, welche den Stoffen im Gewebe chemisch nahe stehen; nicht z. B. Gelatine, die nur eine physikalische Ähnlichkeit mit dem Zustand jener Stoffe besitzt, oder Hühnereiweiss, welches nur eine ganz allgemeine Verwandtschaft haben

kann. Dies ist auch der Grund, weswegen ich glaube, dass die sonst ausgezeichneten Untersuchungen von Hardy für das Studium der Fixationswirkung nicht ohne weiteres verwendet werden dürfen. Hardys arbeitete mit Hühnereiweiss- und Gelatinelösungen resp. Gallerten. Er brachte einen Tropfen dieser Colloïdlösungen in eine Seidenfadenschlinge von 2 mm Durchmesser, diese wurde in die Fixationslösung getan, dann in Alkohol gehärtet, in Paraffin eingebettet und Schnitte von 1 μ Dicke angefertigt. Durch makroskopische Pressversuche wurde kontrolliert, ob offene Netzstruktur oder geschlossene Wabenstruktur vorlag; aus einer Gallerte der ersten Art lässt sich die eingeschlossene Flüssigkeit durch Druck mit der Hand auspressen, während dies bei einer solchen der letzteren Art auch bei einem Druck von 400 Pfund auf den Quadratzoll unmöglich ist. Durch Fixation erhält er bei Eiweisslösungen Netzstrukturen; die Maschengrösse wechselte von 1,7 μ bei $HgCl_2$ bis 0,5—0,7 μ bei OsO_4. Im letzteren Fall lag vielleicht Wabenstruktur vor. Gelatine gab je nach dem verwendeten Fixationsmittel und je nach der Konzentration, Netz- oder Wachsstruktur. „Das eigentliche Wesen der Fixation ist die Trennung des Festen und Flüssigen und damit die Bildung einer Struktur, die kein Gegenstück zu haben braucht ehe die Fixation eintrat (S. 169).

Hardys Standpunkt gleicht also demjenigen Fischers darin, dass er in der Fixation nur eine Umordnung sieht; meine Versuche liessen daneben noch die Erscheinungen der Starre und Wasserunempfindlichkeit erkennen und zeigten, dass die Umordnung auch ohne Fixation eintreten kann und die Fixation ohne mikroskopisch nachweisbare Umordnung.

Welcher Vorgang die Starre und Wasserunempfindlichkeit bedingt, ob dem auch eine Umordnung anderer Grössenordnung zugrunde liegt, lässt sich mit dem Mikroskop nicht unterscheiden. Für die Theorie der histologischen Fixation scheint mir dies so lange bedeutungslos zu sein, als beim histologischen Arbeiten nicht weitaus schärfere Beobachtungsmittel zur Anwendung kommen.

Wenn ich zum Schlusse meine Resultate über Fixation zusammenstelle, so verzichte ich darauf, sie mit den histologisch gewonnenen Erfahrungen, auch nicht mit Tellyesniczky's

und Wasilewsky's systematischen Serien, zu vergleichen, da ein Vergleich mit beliebigen histologischen Objekten nicht erlaubt und exakter Weise nur mit fixierten Heringsspermien möglich wäre; diesen muss ich mir für später vorbehalten.

Ich will die Resultate für die Fixationslösungen in der Weise zusammenfassen, dass ich „Formeln“ in Form eines Bruches für die einzelnen Mittel aufstelle. In den Zähler setze ich die „Fixationserscheinungen“ und zwar den Grad der Starre und den der Wasserunempfindlichkeit als Produkt, da die Fixation = 0 ist, wenn einer der Faktoren = 0 wird. In den Nenner setze ich den Grad der Vakuolisation als Ausdruck der Stärke des störenden Kunstprodukts.

1. Formalin.

40 % $\frac{0 \cdot 0}{2}$

10 % $\frac{0 \cdot 0}{2}$

5 % $\frac{0 \cdot 0}{1}$

2,5 % $\frac{0 \cdot 0}{1}$

2. Alkohol.

100 % $\frac{5\text{ (bis 4)}^{1)} \cdot 0}{5}$

70 % $\frac{4\text{ (bis 2)} \cdot 0}{4\ (5)}$

50 % $\frac{2\text{ (bis 1)} \cdot 0}{3\ (4)}$

3. Chromsäure.

10 % $\frac{1\text{ (bis 2)} \cdot 1\text{ (bis 2)}}{4}$

5 % $\frac{0 \cdot 0\text{ (bis 1)}}{4}$

1 % $\frac{0 \cdot 0\text{ (bis 1)}}{3}$

4. Kaliumbichromat.

12,4 % $\frac{1\text{ (bis 2)} \cdot 1\text{ (bis 2)}}{3}$

5 % $\frac{0\text{ (bis 1)} \cdot 0\text{ (bis 1)}}{3}$

---

[1]) Vor der Klammer steht der augenblickliche, in der Klammer (bis . . der davon abweichende endgültige Effekt.

5. Pikrinsäure.

0,6 % $\frac{4 \cdot 3 \text{ (bis } 4\text{—}5)}{5}$

0,2 % $\frac{2 \text{ (bis } 3) \cdot 2 \text{ (bis } 4)}{5}$

0,1 % $\frac{1 \cdot 1}{4\text{—}5}$

6. Platinchlorid.

10 % $\frac{4 \cdot 3\text{—}4 \text{ (bis } 5)}{5}$

5 % $\frac{2\text{—}3 \text{ (bis } 3) \cdot 3 \text{ (bis } 4)}{4}$

1 % $\frac{1 \cdot 1 \text{ (bis } 2)}{3\text{—}4}$

7. Sublimat.

7,5 % $\frac{4 \text{ (bis } 5) \cdot 4 \text{ (bis } 5)}{4}$

3,7 % $\frac{2\text{—}3 \text{ (bis } 3) \cdot 3\text{—}4 \text{ (bis } 4)}{3\text{—}4}$

1 % $\frac{2 \text{ (bis } 3\text{—}4) \cdot 3 \text{ (bis } 4)}{2\text{—}3}$

0,5 % $\frac{1 \text{ (bis } 1\text{—}2) \cdot 1}{1\text{—}2}$

8. Osmiumsäure.

2 % $\frac{2 \text{ (bis } 5) \cdot 4 \text{ (bis } 5)}{0\text{—}1}$

1 % $\frac{2 \text{ (bis } 5) \cdot 3\text{—}4 \text{ (bis } 5)}{0\text{—}1}$

Die „Formeln" gelten nur für das nucleïnsaure Protamin; sie sind aber dennoch nicht ohne allgemeinen Wert. Sie zeigen nämlich, dass kein fundamentaler Unterschied, wie ihn A. Fischer in einer späteren Arbeit machen will, zwischen der Osmiumsäure und den übrigen „fällenden" Mitteln existiert, da die bei Osmiumsäure allerdings sehr reine Form der Fixierungserscheinungen auch bei den anderen Mitteln, getrübt durch „Kunstprodukte", wiederkehrt.[1])

Auf das negative Resultat bei Formalin und Alkohol und die geringen Effekte bei Chromsäure und Kaliumbichromat möchte ich nicht allzugrossen Wert legen, da diese bei einem anderen

[1]) Arch. f. Entwicklungsmechanik XIII, S. 18.

Testobjekt vielleicht anders sein könnten. Dagegen möchte ich betonen, dass das Verhalten der Osmiumsäure gegen die Gebilde aus nucleïnsaurem Protamin ihrem Verhalten gegen kleine histologische Objekte durchaus entspricht und dies mir zu beweisen scheint, dass die durch die vorliegenden Versuche gewonnenen Anschauungen über Fixation richtige sein müssen. Aus dem Fällungsvermögen muss, wie Fischer zeigte, das Gegenteil dieser idealen Wirkungsweise abgeleitet werden.

Allgemeine Zusammenfassung.

1. Verdünnte Lösungen von künstlichen Eiweissstoffen entsprechen weder physikalisch noch chemisch dem Zustande des Protoplasmas; durch Ausfällen derselben mit Fixationslösungen lässt sich kein Bild der histologischen Fixation gewinnen.
2. Ein für Versuche zur Theorie der Fixationswirkung brauchbares Testobjekt muss einen gallertartigen, dem Protoplasma ähnlichen Zustand besitzen und den Hauptbestandteil eines möglichst einfachen histologischen Objektes ausmachen. Die an einem solchen Präparat beobachteten Erscheinungen erlauben Schlüsse auf das Wesen der Fixation zu ziehen; es ist ein exakter Vergleich der am chemischen Präparat gewonnenen Erfahrungen mit denen der Fixation des Ausgangsmaterials möglich. Das nucleïnsaure Protamin entspricht diesen Forderungen in ausgezeichneter Weise.
3. Die Reaktionserscheinungen beim Zusammenbringen von Protamin und Nucleïnsäure in Lösung sind kompliziert mit Erscheinungen der Entmischung der Protaminlösung.

   An der Hand von Lamellenversuchen liess sich zeigen, dass zunächst ölartige Tropfen einer (konzentrischen) Lösung von Wasser in Protamin ausfallen und diese durch Nucleïnsäurewirkung unter Ausbreitungserscheinungen an den Grenzflächen in Hohlkörper verwandelt werden. Diese zerfliessen zu Schaumkomplexen, die durch Protaminlösung ihre mikroskopisch sichtbaren Vakuolen verlieren, aber ultramikroskopisch Schaumstruktur bewahren.

   Nucleïnsäure ruft, in physikalisch ähnlicher Weite wie an den Protamintropfen Hohlkörperbildung, an den mikro-

skopisch homogener Gebilden von nucleïnsaurem Protamin Vakuolisation hervor, infolge von Bildung von sauren nucleïnsauren Protamins.

4. Wasserentziehende Mittel rufen, wenn sie zu vakuolisierten Gebilden zugesetzt werden, Devakuolisation hervor, dann ebenso wie an homogenen Vakuolisation. Die Stärke der Erscheinungen wächst mit dem Ansteigen des osmotischen Druckes der Lösungen. Die durch Wasserentziehung in reiner Form bewirkten Struktur sind reversibel auf Wasserzusatz.

5. Durch Fixierungsmittel wird hervorgerufen:

a) Vakuolisation. Diese ist die Folge einer chemischen Beeinflussung (abgesehen von Alkohol) des nucleïnsauren Protamins, erfolgt aber nach denselben physikalischen Gesetzen (Ausbreitungserscheinungen), wie bei den wasserentziehenden Lösungen.

Die Vakuolisation ist der Fällung (aus einer Lösung) homolog, bedeutet hier wie dort eine Umänderung der Struktur und ist ein Massstab für die Grösse der Kunstprodukte.

b) Starre und Wasserunempfindlichkeit. Die Strukturen werden irreversibel auf Wasserzusatz. Die Stärke und Schnelligkeit, mit der dies auftritt, gibt einen Masstab für die Fixation.

c) Schäume werden durch „wasserentziehende“ und fixierende Mittel meist devakuolisiert, sodann aber sekundär vakuolisiert. Dies fordert zur Vorsicht auf beim Vergleich unfixierter und fixierter Strukturen resp. der dabei in Anwendung gebrachten Fixationsmethode.

6. Die Intensität der Starre und Wasserunempfindlichkeit (Fixation) geht mit derjenigen der Vakuolisation (Kunstprodukt) absolut nicht parallel; erstere Erscheinungen können fast ohne letztere auftreten (Osmiumsäure). Es ist also die Fixation der Vakuolisation resp. Fällung nicht proportional, sie ist ohne Vakuolisation, d. h. ohne Kunstprodukt, möglich.

Ein übersichtliches Bild der Wirkungsweise der Fixationsmittel gegenüber dem nucleïnsauren Protamin gewinnt man durch die aufgestellten „Fixationsformeln“.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Chef, Herrn Geheimrat O. Hertwig, für sein freundliches Interesse an meinen Untersuchungen zu danken.

Berlin, den 23. Juli 1904.

Literaturverzeichnis.

Die ausführlichen Zusammenstellungen der einschlägigen histologischen Literatur in 5, 8, 22 machen eine nochmalige Aufführung unnötig. Physikalische Literatur findet man in 27—33, physikalisch-chemische auch in 12, 24 und 39.

---

1. Berg, W.: Beiträge zur Theorie der Fixation etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62, p. 367.
2. Derselbe: Weitere Beiträge zur Theorie der histologischen Fixation, vorl. Mitteilg. Verh. d. physiol. Gesellschaft z. Berlin, 1903—04, No. 11.
3. Bredig, G.: Anorganische Fermente. Habilitationsschrift, Leipzig.
4. Bütschli, O.: Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig 1892.
5. Derselbe: Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898.
6. Derselbe: Meine Ansicht über die Struktur des Protoplasmas etc. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 11, p. 499.
7. Fischer, A.: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
8. Derselbe: Über Protoplasmastruktur. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 13, p. 1.
9. Gad, J.: Zur Lehre von der Fettresorption. Du Bois-Reymonds Arch., 1878, p. 187.
10. Goto, M.: Über Protamine. Zeitschft. f. physiol. Chemie, Bd. 37.
11. Hardy, B. On the structure of cell-protoplasma. Journal of physiol., Bd. 24.
12. Höber, R.: Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe. Leipzig 1902.
13. Kohlrausch u. Holborn: Leitfähigkeit der Elektrolyte. Leipzig 1902.
14. Kossel, A.: Über die basischen Stoffe des Zellkerns. Zeitschrift f. physiol. Chemie, Bd. 22.
15. Derselbe: Über die Constitution der einfachsten Eiweisskörper. l. c., Bd. 25.
16. Derselbe: Weitere Mitteilungen über Protamine. l. c., Bd. 26.

17. Derselbe u. Kutscher: Beiträge zur Kenntnis der Eiweisskörper. l. c., Bd. 31.

18. Kossel, A: Zur Kenntnis des Salmius. l. c., Bd. 40.

19. Derselbe und Dakin: Über Salmius und Clupeïn. l. c., Bd. 41.

20. Krafft: Über Bildung kolloidaler Hohlkörper aus Heptyldiaminseifen etc. l. c., Bd. 35.

21. Derselbe u. Funcke: Über Bildung kolloidaler Hohlkörper aus Heptyldiaminseifen etc. l. c., Bd. 35.

22. Krause, R. etc.: Encyklopädie der mikroskopischen Technik. Berlin 1903.

23. Kurajeff: Über das Protamin aus den Spermatozoen der Makrele. Zeitschft. f. physiol. Chemie, Bd. 26.

24. Mann, G.: Physiological Histologie. Oxford 1902.

25. Miescher, F.: Histochemische und physiologischen Arbeiten. Leipzig 1897.

26. Quincke, G.: Über die physikalischen Eigenschaften dünner, fester Lamellen. Wiedemann's Ann., N. F., Bd. 35.

27. Derselbe: Über die periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen. Ebenda.

28. Derselbe: Über Emulsionsbewegung etc. Pflügers Archiv, Bd. 19.

29. Derselbe: Über freiwillige Bildung von hohlen Blasen, Schaum und Myelynformen. Wiedem. Ann., N. F., Bd. 53.

30. Derselbe: Über Klärung trüber Lösungen. Wiedem. Ann., 4. Folge, Bd. 7, p. 60.

31. Derselbe: Über unsichtbare Flüssigkeitsschichten und die Oberflächenspannung flüssiger Niederschläge etc. Wiedem. Ann., Bd. 7.

32. Derselbe: Über Oberflächenspannung etc. Wiedem. Ann., 4. F., Bd. 9, p. 1, p. 793, p. 769, Bd. 10, p. 478, Bd. 11, p. 54.

33. Rothmund u. Drucker: Über die elektrolytische Dissociation der Pikrinsäure. Zeitschrift für physikal. Chemie, Bd. 46.

34. Spalteholz, W.: Mikroskopie und Mikrochemie. Leipzig 1904.

35. Tellyeniczky: Über die Fixierungsflüssigkeiten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52.

36. Traube, M.: Gesammelte Arbeiten, Berlin 1899.

37. Wasilewsky: Über Fixierungsflüssigkeiten etc. Zeitschft. f. wissenschaftl. Mikrosk. Bd. 16.

38. Wetzel, G.: Die colloïdalen Hohlkörper der Eiweisssubstanzen des Zellkerns. Verh. der physiol. Ges. zu Berlin 1902—03, No. 10—11.

39. Hamburger: Osmotischer Druck und Jonenlehre, Bd. 3, Wiesbaden 1904 (während der Korrektur).

Figurenerklärung auf Tafel XX.

Fig. 1. Ebenhergestellte Fällung von nucleïnsaurem Protamin. Kleine und grössere Hohlkörper, kleine Schäume, einer zerfliessend.
Fig. 2. Dicker Schaumkomplex mit verhältnismässig kleinen Vakuolen und viel Wandsubstanz.
Fig. 3. Schaumkomplex mit aufgelagerten Hohlkörpern.
Fig. 4. Homogene und ein schwach vakuolisierter Tropfen.
Fig. 5. I—IX. Derselbe Komplex während des Zusetzens von 15% Kochsalzlösung in 9 Stadien der Vakuolisation skizziert.
Fig. 6. Maximale Kochsalzwirkung.
Fig. 7. Maximale Alkoholwirkung, zersprungene Lamelle.
Fig. 8. Maximale Wirkung von 5% Kaliumbichromat.
Fig. 9. Wirkung von 50% Alkohol.
Fig. 10. Vakuolisation der Wände von Hohlkörpern durch 0,6% Pikrinsäure.
Fig. 11. Dasselbe durch 7,5% Sublimat.
Fig. 12. Druckversuch Starre 1. 0,10% Pikrinsäure nach 24 Stunden. Mittelgrosse Gebilde.
Fig. 13. Dasselbe, Hohlkörper.
Fig. 14. Druckversuch Starre 5. Alles scharfkantig zerbrochen. Sublimat 7,5% nach 24 Stunden.

Fig. 1—5, 7, 9, 12 sind bei 333facher Vergrösserung mit Objektiv Zeiss Apochrom. 3 mm 0,95 u. A. und Kompensationsokular mittels des Abbe'schen Zeichenapparates gezeichnet; Fig. 8, 10, 14 bei 1500-facher Vergrösserung mit Objektiv 2 mm 1,40 u. A. und Okular 12; Fig. 6, 15 desgl. bei 500facher Vergrösserung mit Okular 4. Das Zeichenblatt war in Objekttischhöhe.

Fig. 7 wurde auf 1/3, die übrigen Figuren auf 1/2 verkleinert. Die Wiedergabe der Verhältnisse ist in Fig. 5 und 6 nicht recht gelungen. Es handelt sich um deforme Vakuolen, während die Zeichnung ein Netzwerk gibt.

(Aus dem anatomisch-histologischen Laboratorium der Universität St. Petersburg, Vorstand: Prof. Dr. **A. S. Dogiel**).

Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala.

Von

D. Tretjakoff.

Hierzu Tafel XXI.

Die in der neueren wissenschaftlichen Literatur vorhandene Vorstellung von den ersten Stadien der Eireifung von Ascaris megalocephala gründet sich auf die Arbeit von Boveri, „Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides" (1); dieselbe enthält ausser sorgfältigen und genauen eigenen Untersuchungen auch eine kritische Übersicht der vorhergehenden Arbeiten von van Gehuchten, Nussbaum, Zacharias, Kultschitzki, van Beneden und Carnoy. Die Irrtümer der letzteren sind vom Autor dermaßen klar erwiesen und begründet worden, dass nichts weiter hinzuzufügen erübrigt. Die eigenen Beobachtungen von Boveri gelten seit ihrem Erscheinen als ein epochemachendes Muster der wissenschaftlichen Forschung. Infolgedessen halte ich es für möglich, die Literaturübersicht mit einer Wiedergabe der Befunde von Boveri zu beginnen, ohne die Arbeiten der weiter oben angeführten Autoren zu berühren.

Der grösste Teil der Beobachtungen Boveris bezieht sich auf Ascaris megalocephala vom Typus Carnoy (bivalens nach der Terminologie von O. Hertwig). Im Stadium der Kopulation des Eies und des Spermatozoids ist das Keimbläschen dieser Varietät von Ascaris kugelförmig und von einer doppeltkonturierten Hülle umgeben. Das Netz der im Keimbläschen vorhandenen achromatischen Substanz verbindet sich unmittelbar mit der Innenfläche der Hülle, infolgedessen Autor es für möglich hält, die letztere als eine modifizierte Rindenschicht der achromatischen Substanz anzuerkennen. Die chromatische Substanz ordnet sich bereits im Keimbläschen in Form zweier „chromatischer Elemente" an, deren Bau am besten mit den

Worten des Autors wiedergegeben wird: „Jedes chromatische Element besitzt annähernd die Form eines vierseitigen Prismas mit quadratischer Grundfläche, dessen Höhe die Breite stets um mehr als das doppelte übertrifft. In diesem Körper ist jedoch das Chromatin nicht gleichmässig verteilt, sondern zu vier der Achse des Prismas parallelen Stäbchen angeordnet, deren jedes eine der abgerundeten Kanten des Prismas bildet und so weit in den Binnenraum desselben vorspringt, dass am Querschnitt zwischen den vier Stäbchen ein feines Kreuz achromatischer Substanz übrig bleibt. Die vier Unterabteilungen eines jeden Elements lassen abermals eine feinere Zusammensetzung erkennen. Sie bestehen aus einer Anzahl, in der Regel sechs, stärker sich färbenden verdickten Abschnitten, Körnern oder Scheiben, die durch schmalere, schwächer chromatische Portionen voneinander getrennt sind. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist diese Struktur in der Weise ausgebildet, dass an jedem Ende des Stäbchens ein grösseres Korn seine Lage hat, der mittlere Teil von vier kleineren, mehr scheibenförmigen eingenommen wird. Alle vier in einem Element gelegenen Unterabteilungen zeigen in dieser Anordnung stets eine vollkommene Übereinstimmung; jedes Korn des einen Stäbchens hat sein Pendant in den drei anderen und steht mit diesen durch feine intensiv färbbaren Brücken im Zusammenhang.“ —

Autor erwähnt desgleichen von häufig vorkommenden, nach seiner Meinung jedoch, unwesentlichen Abweichungen von der beschriebenen, geometrisch regelmässigen Anordnung. Das ganze chromatische Prisma kann auf eine Seite hin leicht gebogen sein, oder aber die einzelnen Stäbchen sind paarweise nach entgegengesetzter Richtung gebogen, während die die Enden derartiger Paare verbindenden Brückchen verschwinden.

Zurzeit der Umwandlung des Keimbläschens in die Spindel der ersten Teilung, bewahren die chromatischen Elemente ihren Bau, während das Keimbläschen eine unregelmässige amöboide Form annimmt, worauf die Hülle verschwindet und an ihrer Stelle nur eine Schicht von grossen Körnchen, welche sich nicht in Karmin färben, nachbleibt. In den Fortsätzen des amöboiden Körperchens erscheint eine fädige Differenzierung der achromatischen Substanz; die endgültig gebildeten achromatischen Fäden ordnen sich regelmässiger, in Gestalt der Spindel der ersten Richtungsteilung.

Die Form der Spindel vergleicht Autor mit zwei symmetrischen, abgeschnittenen Kegeln, welche mit ihren grössten Grundflächen aneinandergelegt sind; im Querschnitt sind sie jedoch nicht rund, sondern oval oder sogar bisquitförmig. Die achromatischen Fäden enden an beiden Polen mit Verdickungen, welche zwei flache Polplatten bilden, ohne irgendwelche Ähnlichkeit mit Centrosomen zu offenbaren. Nicht selten grenzen die Polplatten unmittelbar an die Dottertropfen — weisen überhaupt keine Polstrahlung auf — wobei, nach den Worten des Autors, „die Spindel wie ein Fremdkörper im Ei liegt". In der Äquatorialebene ist eine achromatische Linie zu erkennen, welche von der Peripherie der Spindel zum nächsten chromatischen Element hinzieht. Während die Spindel die beschriebene Struktur annimmt, rückt sie aus dem Zentrum zur Peripherie des Eies, wo sie eine beliebige Lage einehmen kann, am häufigsten jedoch mit ihrer Längsachse in einem Radius des Eies gelegen ist.

Bis zum Beginn der Spaltung der chromatischen Elemente verdickten und verkürzen sich dieselben, die Spindel verkleinert sich in allen ihren Richtungen und verliert schliesslich die fädige Differenzierung. Jedes chromatische Element spaltet sich der Länge nach in zwei Tochterelemente, welche aus zwei Chromatinstäbchen bestehen. Im Zwischenraum zwischen den aneinandergehenden Tochterplatten, hellt sich die homogene Masse der früheren Spindel auf, es erscheinen von neuem achromatische Fäden, jedoch nur in dem Raum zwischen den Tochterplatten, welche ausserdem noch einige Zeit durch chromatische Fäden, die von einer Platte zur anderen hinziehen, verbunden bleiben. Nach der Ausscheidung des ersten Richtungskörperchens bleiben im Ei vier Chromatinstäbchen nach, welche paarweise in einer Ebene angeordnet sind. Nach einiger Zeit lagern sich die äusseren Stäbchen, indem sie den mittleren parallel gerichtet bleiben, hinsichtlich der letzteren um einen Winkel von 90° um, worauf beide Paare in zueinander parallel gerichteten Ebenen gelegen sind. Die zweite Spaltung der Elemente und die Ausscheidung des zweiten Richtungskörperchens verläuft nach dem Muster der ersten Teilung. Im reifen Ei bleiben nur zwei Chromatinstäbchen nach, d. h. der vierte Teil eines jeden ursprünglichen Chromatinelements.

Das einzige Chromatinelement im Keimbläschen des Eies von Ascaris megalocephala vom Typus von van Beneden (univalens nach O. Hertwig) zeichnet sich durch eine besondere Anordnung seiner Bestandteile aus. Die Grundlage desselben stellt nach der Beschreibung Boveris ein achromatisches Gebilde dar, welches von einem dünnen, mit acht kugelförmigen oder halbkugelförmigen Fortsätzen versehenen Plättchen chromatischer Substanz bedeckt ist. Die Bildung des ersten Richtungskörperchens dieser Varietät hat Autor nicht verfolgt und macht nur die Bemerkung, dass das chromatische Element dabei keine wesentlichen Veränderungen erleidet. Die Fortsätze des chromatischen Plättchens vereinigen sich paarweise, wodurch das ganze Gebilde die Form von vier Chromatinstäbchen, welche längs den Kanten des Prismas angeordnet sind, erhält. Die Richtungsteilung vollzieht sich im allgemeinen ebenso, wie bei Ascaris meg. bivalens. Nach Ausscheidung des zweiten Richtungskörperchens bleibt im Ei nur ein Chromatinstäbchen nach.

Indem Boveri eine jede Gruppe von vier Chromatinstäbchen als chromatisches Element des Eies von Ascaris bezeichnet, hat er die Absicht den besonderen Charakter dieses Gebildes auszudrücken. „Das chromatische Element“ von Boveri entspricht einem Chromosomen der typischen Karyokinese, in seiner Struktur sind jedoch bereits von Anfang an die zwei aufeinander folgenden Längsspaltungen angedeutet, die vom Autor als ein allgemeines Kennzeichen der Reifungserscheinungen der Geschlechtszellen angenommen werden.

O. Hertwig zieht in seiner Arbeit „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden“ (2) die Oogenese von Ascaris nur insoweit in Betracht als es für einen Vergleich mit der Spermatogenese wichtig ist. Die Beschreibung von Boveri erkennt er als vollkommen den Tatsachen entsprechend mit Ausnahme einiger Einzelheiten an. Nach den Beobachtungen von Hertwig tritt der Bau der chromatischen Elemente am deutlichsten nach dem Schwund der Hülle des Keimbläschens hervor. Die vier kurzen, leicht gebogenen einander parallelen Stäbchen, sind durch Lininmasse miteinander verbunden. Die von Boveri beobachteten chromatischen Brücken hält O. Hertwig für Liningebilde. Die Veränderungen in der Zusammensetzung der chromatischen Elemente, wie sie während der Richtungs-

teilungen erfolgen, hält Autor nicht für analog der Längsspaltung der Chromosomen der typischen Karyokinese. Die Chromatinstäbchen der Eier von Ascaris erscheinen nach Hertwig als selbständige, endgültig differenzierte Chromosomen, welche sich nur in den Tochterzellen anordnen. Was jedoch die Entstehung der Chromosomen anbetrifft, so teilt Hertwig vollkommen die Ansicht von Boveri, indem er ein jedes Chromatinstäbchen für das Resultat einer zweifachen Längsspaltung eines hypothetischen Chromatinfadens, welcher ursprünglich im Keimbläschen vorhanden war, hält.

Die früheren, weder von Boveri noch von O. Hertwig untersuchten Stadien der Bildung der Chromatinelemente sind von Brauer (3) beschrieben worden. O. Hertwig hat in der eben erwähnten Arbeit bewiesen, dass die Oogenese und Spermatogenese einander vollkommen entsprechen, infolgedessen die Beobachtungen von Brauer, obgleich sie sich auf die Spermatogenese beziehen, ihre volle Bedeutung auch in der behandelnden Frage bewahren müssen. Bereits van Beneden und Julin bemerkten in Spermatozytenkernen aus frühen Entwicklungsstadien eine Anhäufung feiner Chromatinkörner, nach der Ansicht von O. Hertwig differenziert sich nun in dieser Anhäufung von vornherein und unmittelbar die chromatischen Elemente. Brauer findet jedoch, dass die feinen chromatischen Körner sich zweimal teilen, wobei die Teilungsebenen senkrecht zueinander gerichtet sind. Die auf diese Weise entstandenen viergeteilten Körner gruppieren sich und bilden die chromatischen Elemente.

Sabaschnikoff nimmt in seiner Mitteilung (5) eine andere Entstehungsweise der chromatischen Elemente in den Eiern von Ascaris an. In frühen Entwicklungsstadien der letzteren teilen sich die Chromatinkörner, welche Autor Chromomikrosomen nennt, nicht in vier Teile, wie es Brauer beschrieben hat, sondern vereinigen sich im Gegenteil in Gruppen zu je vier Körner. Die Gruppen verschmelzen in einen Chromatinfaden „provisorische Vierergruppe", welche sich in querer Richtung in zwei chromatische Elemente teilt. Die letzteren stellen nach der Meinung des Autors typische „Vierergruppen" dar.

Indem Autor das chromatische Element von Boveri als eine Vierergruppe, welche ähnlichen Gebilden bei Copepoden und

Insekten analog ist, ansieht, bekennt er sich als ein Anhänger der Reduktionstheorie von Weissmann, wobei er jedoch die Reduktion der Zahl der Chromatinkörner und nicht der Chromosomen in Betracht zieht. Auf Grund dessen hält er beide Richtungsteilungen von Ascaris für Reduktionsteilungen.

In letzter Zeit berichtet schliesslich Max Moszkowski (6) von einer beobachteten Verdoppelung der Chromosomenzahl bei der Bildung des zweiten Richtungskörperchens von Asc. meg. bivalens. Statt der gewöhnlichen vier Chromatinstäbchen erschienen acht runde Chromatinkörner. Was die erste Richtungsteilung anbetrifft, so gelang es Autor unter 1000 Eiern dieses Stadiums eines zu finden, in welchem jede Gruppe aus acht Chromosomen bestand.

Eigene Untersuchungen.

Zur Fixierung der Eier von Ascaris benutzte ich folgende zwei Gemische:

I. 60 ccm einer gesättigten wässerigen Sublimatlösung,
15 „ alcohol absolutus,
15 „ konzentrierter Essigsäure,

II. 50 „ einer gesättigten wässerigen Sublimatlösung,
25 „ alcohol absolutus,
25 „ konzentrierter Essigsäure.

Das erste Gemisch erhält vollkommen die äussere Form des Eies und dessen pseudowabige Struktur, gibt ein klares Bild der Spindel und der Chromosomen. Es eignet sich besonders für die ersten Stadien der Bildung des ersten Richtungskörperchens; in den Stadien der Richtungsteilungen dringt es nur schwer durch die verdickte Hülle des Eies und bewirkt eine Schrumpfung desselben. Für diese Stadien dient das zweite Gemisch, welches besonders gut die Stadien der Ausscheidung des ersten Richtungskörperchens fixiert. In den früheren Stadien erhält das zweite Gemisch die äussere Form und Grösse ebensogut wie das erste, bewirkt jedoch häufig im Ei Risse in den protoplasmatischen Wänden der Dottervakuolen, infolgedessen die Dottertropfen in grosse Massen konfluieren.

Die Eiröhren werden zwecks Fixierung so rasch als möglich aus den frischen und was besonders wichtig, nicht abgekühlten Würmern herauspräpariert und in die angegebenen Gemische

eingelegt, worin sie in Verlauf von 24 Stunden im Thermastaten bei einer Temperatur von 36° C. verblieben. Es folgt darauf eine Behandlung mit Alkohol von aufsteigender Konzentration angefangen von 50%, Jodierung, äusserst vorsichtiges Entwässern und Einlegen in Celloidin. Die von dünnem Celloidin im Verlauf von zwei Wochen sorgfältig durchtränkten Eiröhren wurden in 1 cm lange Stücke geteilt und in dickes Celloidin übergeführt. Nach der endgültigen Einbettung in Celloidin konnten Schnitte von 50 bis 60 μ erhalten werden, welche sich als vollkommen ausreichend erwiesen. Die Eier waren miteinander dauerhaft verbunden und gleichzeitig war die Hülle eines jeden Eies angeschnitten, so dass sie dem Eindringen des Farbstoffes nicht hinderlich war.

Zur Färbung der Präparate bediente ich mich des Hämatoxylins nach dem Verfahren von M. Heidenhain, wobei ich jedoch die Entfärbung etwas abänderte. Das Hämatoxylin färbt intensiv die Dottertropfen und lässt nur schwer die Wirkung des Eisenalauns zu. Behufs endgültiger Entfärbung übertrug ich das Präparat, sobald man unter dem Mikroskop die Konturen der Chromosomen unterscheiden konnte, aus dem Eisenalaun in eine 1% Lösung von Salzsäure. Letztere extrahiert das Hämatoxylin aus dem Dotter schneller als aus den Chromosomen, infolgedessen es die Möglichkeit gibt, eine Entfärbung des Dotters zu erreichen, während die Chromosomen die intensive Färbung beibehalten.

Die Präparate wurden in gewöhnlicher Weise in Xylol-Damarlack eingeschlossen. Die auf die angegebene Weise erhaltenen Präparate haben vor Glyzerinpräparaten, deren sich Boveri bediente, den Vorzug, dass sie es gestatten die Aufeinanderfolge der Stadien genauer zu bestimmen. Zum Unterschied von den Hoden von Ascaris, wo sämtliche Zellen sich gleich rasch entwickeln, sind in dem Eileiter die verschiedenen Stadien der Bildung und Ausscheidung der Richtungskörperchen hinreichend durcheinandergemischt, infolgedessen es schwer ist, beim Studium des Prozesses an einzelnen Eiern sich die Aufeinanderfolge gehörig vorzustellen. Bei der Durchsicht der ersten Schnitte habe ich mich überzeugen müssen, dass in der Lagerung der Spindel sowie im Auftreten der Krümmungen der Chromosomen eine gewisse Regelmässigkeit vorhanden ist, welche

von den Autoren nicht angegeben wird, was daher den Grund abgab diese Frage genauer zu studieren.

a. Ascaris megalocephala bilvalens.

Im Stadium der Kopulation des Eies und des Spermatozoids entsprechen die achromatischen Bestandteile des Keimbläschens vollkommen der Beschreibung von Boveri, was jedoch von den chromatischen Gebilden nicht behauptet werden kann. Jedes der vier eine Gruppe bildenden Chromosomen, welche Boveri chromatisches Element genannt hat, ist nur zum Teil differenziert. In der Mitte des Chromosoms sind grosse, sich intensiv färbende Körner gelagert; die gegenseitige Anordnung der mittleren Abschnitte ist stets streng bestimmt, in jeder Gruppe sind sie einander parallel gelagert; im optischen Querschnitt erscheinen sie in Gestalt von vier Körnern, welche die Ecken eines Quadrats einnehmen. Die Enden der Chromosomen sind dünner, das Maß ihrer Differenzierung zeichnet sich in diesem Stadium durch beträchtliche Schwankungen aus. Grösstenteils bestehen sie aus kleinen chromatischen Körnern und verschmelzen indem sie sich umbiegen mit einer Anhäufung ebensolcher feiner Körner, welche den Zwischenraum zwischen den Chromatingruppen einnimmt. (Fig. 1a). Diese Anhäufung weist keine streng bestimmte Struktur auf, während die Chromosomengruppen ihr gegenüber eine verschiedene Lage einnehmen. Beide zusammen stellen ein chromatisches Gebilde dar, welches durchaus keine Anzeichen offenbart, dass es als ein Analogon eines Chromatinfadens der typischen Karyokinese oder als „provisorische Vierergruppe" angesehen werden kann.

Allmählich beginnen die Chromosomenenden sich deutlicher aus der allgemeinen Körnchenmasse abzusondern (Fig. 1b, c) und sich in gewissem Grade zu strecken und zu verdichten, wobei sie die Fähigkeit erlangen sich ebenso intensiv wie die mittleren Abschnitte zu färben. Nicht selten differenziert sich eine Gruppe rascher als die andere (Fig. 1c), wie überhaupt die endgültige Bildung der einzelnen Chromosomen sich unabhängig von den übrigen vollzieht. Reste der intermediären Chromatinanhäufung erhalten sich bisweilen an den Enden der Gruppen in Gestalt einzelner grösserer Körner (Fig. 1b) oder schwach gefärbter Massen, die die Chromosomenenden einer

Gruppe untereinander verbinden. Schliesslich verschmelzen sämtliche chromatische Körner mit den Chromosomen, es tritt der Aufbau der letzteren aus sechs einzelnen Abschnitten, welche durch weniger intensiv sich färbende Zwischenräume verbunden sind, hervor; zwischen den entsprechenden Abschnitten benachbarter Chromosomen einer und derselben Gruppe erscheinen chromatische Brücken.

Die Auflösung der Keimbläschenmembran erfolgt bei verschiedenen Exemplaren von Ascaris zu verschiedener Zeit. Bisweilen fällt sie mit der endgültigen Differenzierung der Chromosomen zusammen, gewöhnlich jedoch erfolgt sie etwas früher. Den ersten Fall hält Boveri für den typischeren, während O. Hertwig, nach seiner Angabe, dass die Struktur der Chromosomen erst nach dem Schwund der Hülle deutlicher hervortritt, offenbar den zweiten Fall vor Augen gehabt hat.

An der Stelle des Keimbläschens bleiben nach dem Schwund der Hülle grosse achromatische Körner (Fig. 1 a), die keinen unmittelbaren Anteil an der Bildung der Spindelfäden nehmen und sich eine Zeit lang an der Peripherie des hellen Raumes, welcher darauf um die Chromosomen herum auftritt (Fig. 1 b, c), erhalten. Die Spindelfäden differenzieren sich im hellen Raum. Ihre ursprüngliche Lagerung entsprechend den Fortsätzen des Keimbläschens und die endgültige Bildung der Spindel stellen nichts neues in Bezug auf die Beschreibung Boveris dar. Die Reste der achromatischen Substanz des Keimbläschens umgeben in Gestalt der erwähnten grossen Körner die kaum gebildete Spindel (Fig. 1 d), erhalten sich eine beträchtlich lange Zeit an deren Polen, wobei sie schliesslich von den Protoplasmamikrosomen nicht zu unterscheiden sind.

Die Spindel mit den in ihrer Äquatorialebene angeordneten Chromosomengruppen rückt allmählich vom Zentrum zur Peripherie des Eies vor, und nimmt zunächst eine tangentiale Richtung an (Fig. 2).

Der äussere Anblick beider Chromosomengruppen entspricht der Beschreibung von Boveri, gleichzeitig offenbart sich jedoch eine Besonderheit des Baues, welche dieser Verfasser nicht erwähnt. Die Chromosomen sind mit ihren Enden paarweise in der Richtung zueinander gekrümmt, oder sogar mit einander verbunden (Fig. 2). Jedes der vier Paare liegt in einer der

Längsachse der Spindel parallelen Ebene. Die Zahl der Brücken zwischen den ein Paar bildenden Chromosomen vermindert sich bis auf fünf oder vier, je nachdem ob sich die Chromosomen an beiden Enden oder nur an einem mit einander vereinigen.

Noch deutlicher tritt die paarweise Anordnung der Chromosomen in den folgenden Veränderungen derselben auf Die Enden jeden Paares beginnen sich seitwärts zu krümmen und zwar an einem Paar derselben Gruppe in entgegengesetzter Richtung (Fig. 3). Die Brücken zwischen den auseinanderrückenden Enden der benachbarten Paare verschwinden, zwischen den Chromosomen e i n e s Paares bleiben sie jedoch erhalten, ebenso wie die Brücken zwischen den mittleren Abschnitten der Chromosomen. Bei sämtlichen weiteren Krümmungen der Chromosomen bleiben die mittleren Abschnitte in ihrer ursprünglichen geometrisch regelmässigen Anordnung (Fig. 3 a, c, d). Wenn die erwähnte Erscheinung ihr Maximum erreicht hat, so stimmen die Krümmungen eines Chromosomens nicht mit denjenigen des anderen Paares überein (Fig. 3 c, d), in dieser Hinsicht stellen beide Paare einer und derselben Gruppe das gegenseitige Spiegelbild dar (Fig. 3 d). Nicht selten bleibt in diesem Stadium noch ein dünner, sich schwach färbender Faden nach, welcher die mittleren Chromosomenpaare beider Gruppen verbindet (Fig. 2 b, 3 c) und den letzten Rest der weiter oben beschriebenen intermediären Anhäufung von chromatischen Körnern darstellt.

Zur Zeit wenn die Chromosomenenden sich in der erwähnten Weise krümmen, nimmt die Spindel eine radiäre Lage ein, wobei jedoch gewöhnlich ihre Längsachse nicht vollkommen mit dem Radius des Eies zusammenfällt. B o v e r i stellt die Spindel gleichmässig kompakt in allen ihren Teilen dar. Auf meinen Präparaten finde ich jedoch einen bedeutenden Unterschied zwischen ihren zentralen und peripherischen Fäden. Die sich früher differenzierenden zentralen Fäden erstrecken sich einander parallel, während die peripherischen eine lockere Anordnung aufweisen (Fig. 3 c). Die äussersten der peripherischen Fäden verlieren sich zwischen den Dottervakuolen. Die achromatische Linie in der Äquatorialebene der Spindel, wie sie B o v e r i beschrieben hat, bilden diejenigen peripherischen Fäden, welche nicht der allgemeinen Richtung folgen, sondern unter bogen-

förmigen Windungen die Äquatorialebene erreichen und während sie in letzterer verbleiben, zur Peripherie der Spindel hinziehen. Bei einer tangentialen Lage der Spindel wird bisweilen eine Teilung der zentralen Fäden in zwei Bündel (Fig. 2 c) entsprechend den beiden Chromosomengruppen beobachtet. In der radiär gelegenen Spindel wird eine derartige Teilung nicht angetroffen, doch fällt hier eine andere Besonderheit auf. Wie bereits oben erwähnt wurde, so differenzieren sich die Chromosomengruppen verschieden rasch. Im ferneren gleicht sich dieser Unterschied in einem gewissen Grade aus, bei der Krümmung der Chromosomenenden tritt er jedoch von neuem mit grösserer Konstanz und Deutlichkeit hervor. Die Chromosomenenden einer Gruppe krümmen sich intensiver als die der anderen (Fig. 3 c und 4 a). Im optischen Querschnitt erscheint die Spindel oval oder bisquitförmig, diejenige Hälfte des Ovals oder der bisquitförmigen Figur, welche den stärker gekrümmten Chromosomen entspricht, erscheint dabei schmaler als die andere (Fig. 3 c). Noch deutlicher tritt die Ungleichheit der Spindelhälften in den folgenden Stadien hervor, in denen sich der Unterschied zwischen den zentralen und peripherischen Fäden verliert, infolgedessen die Spindel eine kompaktere Struktur annimmt. Die Chromosomen beginnen sich zu strecken, wobei von neuem die fehlenden Chromatinbrücken zwischen den Enden der benachbarten Paare auftreten. Die Chromosomen lagern sich einander parallel, da ihre Enden, die bisher verbunden waren, auseinanderrücken, während an der Stelle ihrer Verbindung sich chromatische Brücken (1 und 6) bilden (Fig. 4 a, b und 8). Wenn beide Chromosomengruppen gestreckt sind, so offenbart sich ein Unterschied in den Dimensionen der Gruppen. Diejenige Gruppe, deren Chromosomen mehr gebogen waren, erscheint kürzer. In dieser Gruppe streckt sich übrigens nur ein Chromosomenpaar vollkommen, während das andere äusserste Paar zum grössten Teil gekrümmt erscheint so jedoch, dass die Krümmungen beider Chromosomen zusammenfallen. Die Chromosomenenden verdicken sich beträchtlich (Fig. 4 b).

Die Chromosomen nehmen auf diese Weise erst jetzt nach sämtlichen geschilderten Veränderungen die von Boveri beschriebene Struktur an. Ich finde auf meinen Präparaten desgleichen die vom genannten Autor erwähnten diagonalen Brücken

zwischen den kreuzweise gelagerten Chromosomen. Diese diagonalen Brücken färben sich nach dem Verfahren von Heidenhain ebenso mit Hämatoxylin wie die Brücken zwischen den benachbarten Chromosomen und stellen wahrscheinlich chromatische Gebilde dar. Was nun die von den Autoren angenommene achromatische, die Chromosomen unter einander verbindende Masse anbelangt, so finde ich sie auf meinen Präparaten durchaus nicht von der interfibrillären Masse der Spindel unterschieden. Indem ich die ins einzelne gehende Ähnlichkeit meiner Präparate mit denen von Boveri hervorhebe, möchte ich mir erlauben, die Annahme auszusprechen, warum dieser Autor das beschriebene Stadium für das wesentliche und typische im gesamten Bildungsprozess des ersten Richtungskörperchens hält. Nach Boveri wird in diesem Prozess bei Ascaris eine ungewöhnliche Neigung zu Variationen beobachtet. Ich habe eine grosse Anzahl von Ascarisexemplaren untersucht und habe fast bei jedem irgend eine Besonderheit in der Bildung des ersten Richtungskörperchens wahrgenommen. Die Dimensionen der Chromosomen in den frühen Stadien des Prozesses, das Maß ihrer Krümmungen und ihrer Verbindung nebeneinander, die Dauer der einzelnen Stadien weisen in gewissen Grenzen Variationen auf; bei den meisten Würmern vollzieht sich jedoch dieses Stadium in gleicher Weise. Bei der Untersuchung einzelner Eier auf Glyzerinpräparaten erscheint dieses Stadium natürlich gewissermassen als ein Typus zwischen den vielfachen Abweichungen, deren Aufeinanderfolge nur vermittels der Schnittmethode festgestellt werden kann.

Das erwähnte Stadium, welches unmittelbar dem Auseinanderrücken der Tochterplatten vorausgeht, beschliesst die Bildung der Chromosomen. In einigen Fällen weist sie desgleichen Abweichungen von der Norm auf, von denen eine auf den Fig. 5, 7, 8, 9, 10, 11 und 12 abgebildet ist; diese Figuren sind sämtlich den Präparaten eines Ascarisexemplars entnommen. In einem frühen Entwicklungstadium zeichneten sich die Chromosomen durch eine grössere als gewöhnliche Länge aus. Im Übrigen entspricht die Bildung des ersten Richtungskörperchens in diesen Eiern mehr als bei anderen Exemplaren der Beschreibung von Boveri. Die Chromatingruppen waren noch vor dem Schwund der Keimbläschenmembran deutlich differenziert; der Bau eines jeden Chromosoms aus einzelnen Körnchen trat klar hervor; die Krümmungen

und Vereinigungen der Chromosomenenden waren schwach ausgeprägt; im endgültigen Stadium der Chromosomenbildung erinnerten die Gruppen derselben vollkommen an die chromatischen Elemente von Boveri. Eine Gruppe war merklich kürzer als die andere; die Chromosomenenden wiesen Verdickungen auf. Die mittleren Chromosomenabschnitte der längeren Gruppe wurden im Gegenteil sehr dünn, während die sie verbindenden Brücken sich verdickten (Fig. 8). Häufig ging die Veränderung noch weiter, indem die Verbindung zwischen den mittleren Körnchen eines Chromosoms vollkommen schwand, das Chromosom erschien der Quere nach in zwei Hälften gespalten. Gewöhnlich erfolgte eine derartige Querspaltung an sämtlichen vier Chromosomsen, wobei die Hälften derselben die frühere Lagerung beibehielten (Fig. 7a, 9, 10), oder aber ihre Enden an der Spaltungsstelle gegeneinander verschoben waren (Fig. 7b). Die chromatischen Verbindungsbrücken blieben erhalten, wobei das mittlere Paar derselben bisweilen eine beträchtliche Dicke erlangte (Fig. 9b). Ein derartiger Zustand der Chromosomen erhält sich nur kurze Zeit; zum Beginn des Auseinanderrückens der Tochterplatten vereinigen sich sämtliche Hälften ,zu ganzen Chromosomen, deren Mitte darauf die frühere Dicke annehmen. In seltenen Fällen bleibt die Querspaltung bei den auseinanderrückenden Chromosomen erhalten (Fig. 5). Besonders lenken die Aufmerksamkeit diejenigen Gruppen auf sich, in denen die verschiedenen Hälften zweier benachbarter Chromosomen sich zu einem ganzen vereinigen, während die übrigen zwei Hälften frei bleiben (Fig. 11). Da vor dem Eintritt der Querspaltung derartige schräggelagerte Chromosomen nicht angetroffen werden, so entstehen sie wahrscheinlich bei der Verschmelzung der Hälften. Eine vollkommene Möglichkeit für die Bildung derartiger Chromosomen ist in den Fällen gegeben, in welchen die Enden der Hälften an der Spaltungsstelle gegeneinander verschoben sind. In dem Falle, dass die Hälften verschiedener Chromosomen verschiedener Paare verschmelzen, hindert das schräg gelagerte Chromosom nicht das Auseinanderrücken der Tochterplatten und behält seine falsche Lagerung sogar nach dem endgültigen Auseinanderrücken der letzteren. Derartige schräg gelagerten Chromosomen fand ich in diesem Stadium auch bei anderen Würmern; die Entstehung derartiger Bilder konnte wiederum nur durch die Annahme einer vorüber-

gehenden Querspaltung der Chromosomen, sowie einer sekundären Vereinigung ihrer Hälften erklärt werden.

Nach der Verkürzung, welche grösstenteils bei dem Auseinanderrücken der Tochterplatten erfolgt, behalten die Chromosomen die Verbindung ihrer beiden Enden bei. Die achromatischen Fäden, welche die Tochterplatten verbinden, bilden in ihrer Mitte das Zwischenkörperchen von Flemming (Fig. 6); dasselbe fehlt in den Beschreibungen von Boveri, welcher Umstand als ein indirekter Beweis der besseren fixierenden Eigenschaften der von mir angewandten Flüssigkeiten angesehen werden kann.

Zu der von Boveri gegebenen Beschreibung der zweiten Richtungsteilung kann ich hinzufügen, dass fast bei jedem Ascariexemplar ich eine gewisse Anzahl von Eiern fand, in denen eins der Chromosomen in zwei Hälften quergespalten war (Fig. 12).

b. Ascaris megalocephala univalens.

Die Chromosomen bilden sich in dem Keimbläschen von Ascaris meg. univalens ebenso wie bei der ersten Varietät. Zunächst differenzieren sich die mittleren Chromosomenabschnitte und nehmen eine geometrisch regelmässige Anordnung an, während die übrigen Abschnitte dünnere, schwach gefärbte Stäbchen darstellen, welche mit einem grossen Chromatinkorn endigen und ohne bestimmte Regelmässigkeit gekrümmt sind. In unmittelbarer Nachbarschaft der Chromosomengruppe ist ein kleines, rundes Gebilde, das sich schwach in Hämatoxylin färbt, gelagert. Boveri hat dieses Körperchen für die achromatische Grundsubstanz des chromatischen Elements angenommen. In Wirklichkeit jedoch steht es weder mit den Chromosomen zusammen, noch nimmt es eine bestimmte Lage ein, indem es sogar in beträchtlicher Entfernung von der Chromosomengruppe gelagert sein kann. Es verschwindet gleichzeitig mit der Keimbläschenmembran.

Sofort nach der Bildung der Spindel, welche ebenso wie bei Asc. meg. bivalens erfolgt, weisen die Chromosomen eine paarige Anordnung auf. Die Chromosomenenden eines jeden Paares sind gegeneinander gekrümmt oder mit einander verbunden, doch ist die seitliche Krümmung bei ihnen schwächer ausgeprägt als bei Asc. meg. bivalens. In diesem Stadium ist nicht selten noch der Unterschied in der Dicke und der Färbungsintensität der mittleren und der Endabschnitte der Chromosomen erhalten (Fig. 13),

im allgemeinen nehmen diese jetzt eine mehr homogene Struktur an (Fig. 14). Die erwähnte paarige Anordnung derselben lässt sich nur in einem sehr kurzen Zeitraum erkennen, welcher mit dem Eindringen des Spermatozoids in das Ei zusammenfällt. Im folgenden Stadium rücken die Chromosomenenden auseinander, krümmen sich in der Richtung zum entsprechenden Pol; die Chromosomen nehmen eine hufeisenförmige Gestalt an, während ihre Mitten ihre Lage beibehalten. Die Spindel rückt unterdessen zur Peripherie und nimmt eine tangentiale Richtung ein. Die oberflächlichen Spindelfäden sind bei Asc. meg. univalens noch besser entwickelt (Fig. 15) als bei der ersten Varietät.

Auf die tangentiale Richtung folgt die radiäre; in dieser Zeit strecken sich die Chromosomen und lagern sich vor der ersten Richtungsteilung einander vollkommen parallel. Die Spindel verschmälert sich allmählich, wobei es die von Boveri abgebildete Form annimmt. Beide Richtungsteilungen stellen nichts neues hinsichtlich der Beschreibung von Boveri dar.

Allgemeine Übersicht.

Die weiter oben beschriebenen Erscheinungen: die Krümmung und die Verschmelzung der Chromosomenenden, die schräggelagerten Chromosomen und ihre Querspaltung stimmen wenig mit der von Boveri vorgeschlagenen Hypothese der doppelten Längsspaltung überein. Das von Boveri als chromatisches Element bezeichnete Gebilde erscheint nach meinen Beobachtungen bei beiden Ascarisvarietäten nur als das endgültige Stadium einer Reihe von Veränderungen, während welcher jedes chromatische Stäbchen eine gewisse Selbständigkeit aufweist. Infolgedessen hielt ich es in der vorhergehenden Beschreibung für überflüssig, den Begriff des chromatischen Elements aufrecht zu erhalten und nannte jedes der 8 (resp. 4) chromatischen Stäbchen einfach Chromosom. In der Tat entspricht jedes Chromatinstäbchen, ungeachtet der Vereinigung in Gruppen, vollkommen ihren Eigenschaften nach den Chromosomen in den Eiern anderer Tiere. Es ist nur die Frage, in welchem Verwandschaftsgrade sie sich befinden. Die Chromosomen eines jeden Paares, welche sich mit ihren Enden vereinigen und sich in gleicher Weise vor der Geraden krümmen, können jedenfalls als Tochterchromosomen, Abkömmlinge bei Ascaris megalocephala bivalens von 4, bei

Ascaris megalocephala univalens von 2 mütterlichen Chromosomen angesehen werden.

Der allgemeinen Regel nach stellt die Zahl der Chromosomen während der Reifung der Geschlechtszellen die Hälfte ihrer Zahl bei den somatischen Zellen dar. Das Vorhandensein von 2 resp. 1 „chromatischen Element“ von Boveri im Ei von Ascaris diente, wie es schien, als eine Bestätigung der allgemeinen Regel. Durch die Arbeiten von Boveri selber und anderer Forscher ist es jedoch festgestellt, dass nur die Geschlechtszellen der Embryonen von Ascaris 4 resp. 2 Chromosomen beibehalten, während in den somatischen Zellen sämtliche Chromosomen während der Karyokinese eigenartige Veränderungen erleiden. In den ersten Stadien der Furchung verdicken sich die Chromosomenenden der somatischen Zellen und fallen darauf ab; der nachgebliebene mittlere Teil des Chromosoms spaltet sich in eine grosse Zahl von chromatischen Körnern, welche allein an dem ferneren Auseinanderrücken der Tochterplatten teilnehmen. Die abgefallenen verdickten Enden werden später in dem Protoplasma der Tochterzellen resorbiert (7, 8). Zur Zeit ist es jedoch noch durchaus nicht klargestellt, ob die genannten Körner den Chromosomen der typischen Karyokinese homolog sind oder nicht, gleichzeitig natürlich fehlt jede Grundlage für die Deduktion, wieviel Chromosomen die Eier von Ascaris in den Reifestadien enthalten müssen.

Wie bekannt, so hatten in der Frage über die Bildung und Zahl der Chromosomen in den Geschlechtszellen eine fast entscheidende Bedeutung die Untersuchungen an Copepoden. Die von mir beschriebene paarweise Anordnung der Chromosomen in den Eiern von Ascaris gibt nun meiner Meinung nach die Möglichkeit in den Veränderungen des Chromatins bei Ascaris Spuren der einfachen und deutlichen Verhältnisse, durch welche sich die Copepoda unterscheiden, zu finden. Zum Vergleich will ich in Kürze die von Häcker (9, 10) beschriebene Eientwicklung von Cyclops brevicornis darstellen; letztere ist von Häcker ebenso vollkommen studiert worden, wie die Eientwicklung von Ascaris von Boveri und anderen Forschern.

Die Tochterchromosomen in den Eiern von Cyclopsbrevicornis haben das Aussehen von Doppelstäbchen, d. h. sind in der Mitte quer gespalten. Indem sie sich paarweise anordnen, bilden

die Doppelstäbchen die Vierergruppen (Tetraden) der ersten Richtungsteilung. Nach der Ausscheidung des ersten Richtungskörperchens vereinigen sich die im Ei nachgebliebenen Doppelstäbchen abermals paarweise, wie in den eben erwähnten Vierergruppen. Das zweite Richtungskörperchen erhält die Hälfte der Doppelstäbchen, da sich dieselben nicht der Länge nach spalten, wie die Chromosomen der typischen Karyokinese, sondern sich dermaßen anordnen, dass eines der Doppelstäbchen der zweiten Teilung im Ei bleibt, während das andere in das Richtungskörperchen übergeht. In den folgenden Stadien erlangen die Chromosomen eine homogene Struktur, da beide Hälften des Doppelstäbchens verschmelzen und die Querspaltung verschwindet. Während der Befruchtung vermehrt sich die Zahl der Chromosomen im Ei um das Doppelte dank dem Hinzutritt der Chromosomen des Spermatozoids. Die Vierergruppen der ersten Teilung stellen noch zwei räumlich abgegrenzte Gruppen dar; dasselbe offenbarte sich in der ersten Furchungsteilung, wobei beide Gruppen sich durch einen ungleichen Grad der Differenzierung ihres Chromosomen unterscheiden.

Die Zahl der Vierergruppen der ersten Richtungsteilung bei Cyclops brevicornis ist zwölf. Da jede Vierergruppe einem Mutterchromosomen entspricht und die somatischen Zellen sich durch eine doppelte Anzahl Chromosomen von den Geschlechtszellen unterscheiden, so müssten während der Furchung 24 Chromosomen auftreten. In der Tat jedoch beteiligen sich an der ersten Furchungsteilung nur 12 mütterliche Chromosomen. Infolgedessen schliesst Häcker, dass die Segmentation des Chromatinfadens in dem Knäuelstadium nicht ihr Ende erreicht, dass jede der 12 Chromatinschleifen aus zwei somatischen Chromosomen besteht, plurivalent erscheint, im gegebenen Falle bivalent und einer Vierergruppe der ersten Richtungsteilung entspricht. Das Teilungsverfahren selber, welches sich durch eine unvollkommene Segmentation des Chromatinfadens auszeichnet, bezeichnet Häcker als heterotypisch. In den ferneren Stadien der Furchung erlangen die somatischen Zellen allmählich die typische Karyokinese mit 24 mütterlichen Chromosomen, während das heterotypische Verfahren das Kennzeichen der Geschlechtszellen bleibt. In dem Embryo eines bestimmten Stadiums teilt sich die primäre Geschlechtszelle in zwei primäre Geschlechtszellen, wobei wiederum nur 12 Chromo-

somen auftreten. „Die Scheinreduktion der Elemente, die eigentümlichen Verschlingungen und Torsionen der Chromatinfäden im Asterstadium, die Tonnenform des metakinetischen Stadiums und die verhältnismässig lange Zeitdauer desselben beweisen, dass hier noch einmal in der Embryonalentwicklung jener Kernteilungstypus auftritt, der in den ersten Furchungsstadien der herrschende war". Die Anwesenheit in der ersten Richtungsteilung und in der heterotypischen Teilung der Furchung der halben Chromosomenzahl hält Häcker, wie der angeführte Satz ergibt, für eine Scheinreduktion; die wahre Reduktion erfolgt nur in der zweiten Richtungsteilung.

Indem Häcker die Scheinreduktion als ein allgemeines Prinzip annimmt, spricht er die Vermutung aus (11), dass die erste Teilung des befruchteten Eies von Ascaris und die folgenden Teilungen der Geschlechtszellen heterotypische Teilungen darstellen, und die von Boveri beschriebene Chromatindiminution in den somatischen Zellen des Embryos von Ascaris der endgültigen Spaltung bivalenter Chromosomen entspricht. Die Vorstellung von der Reifung der Eier von Ascaris, welche in den Arbeiten von Boveri enthalten ist, schliesst natürlich einen vollkommenen Vergleich mit der Copepoda aus. Seine rein theoretischen Erörterungen begründet Häcker nur auf der Erscheinung der Chromatindiminution in den somatischen Zellen von Ascaris und ist infolgedessen geneigt, die Chromosomen der Geschlechtszellen von Ascaris als plurivalente, aus einer grossen Zahl ursprünglicher Chromosomen bestehend, anzusehen (11).

Ich halte eine andere Auffassung des Prozesses für möglich.

Während der Differenzierung der Chromosomen tritt mit grosser Deutlichkeit ihre paarweise Anordnung hervor, gleichzeitig offenbaren sich auch die Kennzeichen der heterotypischen Karyokinese, die Vereinigung und eigenartige Krümmung der paarigen Chromosomen, sowie die unbestimmte Lagerung der Gruppen. Das erste Kennzeichen erinnert an das Auftreten von Ringen im Zyklus der Bildung der Vierergruppen und offenbart eine noch grössere Ähnlichkeit mit den gestreckten ringförmigen Chromosomen der ersten Teilung der Salamanderspermatozyten, welche von Flemming als heterotypische Teilung bezeichnet worden ist (12). Die der Bildung der Vierergruppen vorhergehenden Ringe sind nur in den Keimbläschen vorhanden, während

die ringförmigen Chromosomen der ersten Teilung der Salamanderspermatozyten den Stern der vollkommen differenzierten Spindel bilden. Die paarigen Chromosomen von Ascaris nehmen gleichfalls eine dem Mutterstern entsprechende Lagerung ein; die Analogie mit den Salamanderspermatozyten erscheint hierbei noch vollständiger, wenn die Angabe von Flemming in Betracht gezogen wird: „es soll aber auch nicht unerwähnt bleiben, dass manchmal deutlich einzelne freie Fadenenden zu finden sind. Möglich ist es ja, dass an einzelnen Segmenten die Endverschmelzung (der einzelnen Chromosomen bei der Bildung der Ringe) sich vergrössert und bald ganz ausbleibt."

Häcker (13) hält die Krümmung der Chromosomen für ein besonders charakteristisches Kennzeichen der heterotypischen Teilung, indem: „neben den zentrifugalen Richtkräften, welche die Doppelfadensegmente in die Äquatorialebene einzuordnen bestrebt sind, offenbar auch im Innern der Fäden wirksame Torsionskräfte auftreten. Es ist, als ob darin sich ein unbefriedigtes Bestreben der doppelwertigen Elemente äussern würde, an den präformierten Stellen doch noch schliesslich zum Durchbruch zu gelangen und sich so in einwertige Elemente zu zerlegen." Die unbestimmte gegenseitige Lagerung der Chromosomengruppe, von Asc. meg. bivalens ist bereits von Boveri und O. Hertwig beschrieben worden. Im Stadium der Äquatorialplatte liegen die Gruppen entweder parallel oder senkrecht zu einander.

Die quere Spaltung der Chromosomen beider Gruppen, wie sie von Moszkowski beschrieben worden ist, oder nur einer Gruppe, wie in meinem Fall, berechtigt jedes Chromosomenpaar als einer Vierergruppe der Copepoden entsprechend anzusehen. Der Unterschied in der Länge und in dem Differenzierungsgrad, welchen die Gruppen aufweisen, erinnert an den verschiedenen Grad der Differenzierung der Chromosomen in den Eiern von Cyclops brevicornis und an die verschiedene Länge der Chromosomen in den Spermatozyten von Brachystola magna (Sutton 14). Die zweite Richtungsteilung ist bei Ascaris und Cyclops durch die sekundäre paarige Anordnung der Chromosomen, welche nach der ersten Teilung nachbleiben, und durch das Fehlen der Längsspaltung charakterisiert. Die zweite Richtungsteilung ist nach meiner Meinung bei Ascaris eine echte Reduktionsteilung.

Die erste Furchungsteilung der Eier von Ascaris offenbart in der Mehrzahl der Fälle keine Kennzeichen einer heterotypischen Karyokinese. Van Beneden (15) hat jedoch die bemerkenswerte Beobachtung gemacht, dass die Tochterchromosomen bisweilen nach dem Auseinanderrücken einige Zeit mit ihren Enden miteinander verbunden bleiben. Flemming erkannte (12) diese Erscheinung als gleichwertig mit den ringförmigen Chromosomen der heterotypischen Karyokinese der Salamanderspermatozyten an. Meine Fig. 16 stellt die bereits vor längerer Zeit von verschiedenen Forschern beschriebenen Chromosomen mit verdickten Enden dar. Für mich stellt dieses Präparat jedoch ein besonderes Interesse dar, da es demselben Exemplar von Ascaris entstammt, welches sich durch eine beträchtliche Länge der Chromosomen der Richtungsteilung und das Auftreten der Querspaltung auszeichnete (Fig. 5, 7, 8, 9, 10).

Die Chromosomen der ersten Furchungsteilung ordnen sich, wie Fig. 16 zeigt, in unregelmässiger Weise in der Äquatorialebene der Spindel an, ebenso wie in den folgenden Teilungen die Chromosomen der somatischen Zellen bei der Chromatindiminution. Ihre Enden verdicken sich allmählich; jedes Chromosom kann als aus zwei Teilen bestehend angesehen werden, welche durch einen dünnen mittleren Abschnitt verbunden sind. In der langen Gruppe der ersten Richtungsteilung wird ein derartiger Bau der Chromosomen, wie oben beschrieben worden ist, gleichzeitig mit einer Querspaltung derselben angetroffen (Fig. 8 und 9).

Auf Grund der angeführten Tatsachen sehe ich die Notwendigkeit nicht ein, die Chromosomen der Geschlechtszellen von Ascaris als aus einer grossen Zahl primärer Chromosomen zusammengesetzt anzunehmen, wie es Häcker tut. Sie sind doppelwertig wie die Chromosomen derselben Zellen der Copepoda; Häcker hatte daher, nach meiner Meinung, das volle Recht, die Chromatindiminution bei Ascaris und den Zerfall eines jeden doppelwertigen Chromosoms in den somatischen Zellen von Cyclops in zwei jenes zusammensetzende einfache Chromosomen als einander entsprechende Erscheinungen zu betrachten (11). Jedenfalls hat jedoch das Chromatin ausser der Übergabe von vererbten Eigenschaften auch noch andere Funktionen. Es genügt hierbei nur auf die Veränderungen des Chromatins in den secernierenden

Zellen (16) hinzuweisen; Häcker selber spricht sich in einer seiner Arbeiten (17) in demselben Sinne aus. Diese anderen Funktionen des Chromatins können natürlich auf seine Anordnung während der Karyokinese Einfluss haben, sie können den Zerfall des mittleren Chromosomenabschnitts in feine Körnchen, welche durchaus nicht als primäre Chromosomen angesehen zu werden brauchen, hervorrufen. Den weiteren Forschungen muss es überlassen werden, die Frage zu lösen, warum diejenigen Chromatinkörner, welche die Verdickungen an den Enden der Chromosomen bilden, in den somatischen Zellen abgeworfen und resorbiert werden, während die Körner des mittleren Abschnitts, welcher in den Geschlechtszellen meistenteils dünn bleibt und bisweilen sogar verschwindet, auf den ersten Plan vorrücken.

Dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Geheimrats Prof. Dr. O. Hertwig, für welche ich ihm auch hier meinen Dank ausspreche, hatte ich die Möglichkeit, das neulich erschienene Buch von Boveri, „Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns", 1904, Fischer, Jena, durchzulesen. Als Typus und Beispiel der Reifung der Geschlechtszellen beschreibt Autor die Bildung der Richtungskörperchen bei den Copepoden nach den Befunden von Rückert, seine Hypothese der doppelten Längsspaltung der chromatischen Elemente berücksichtigt er verhältnismässig wenig und behauptet sogar, dass er sich derselben gegenüber mit grossem Skeptizismus verhält. Zugleich teilt er seine neue Beobachtung hinsichtlich der Chromosomengruppen von Asc. megal. bivalens mit. Bei einem Exemplar hat er die Becbachtung gemacht, dass häufig jede Gruppe aus zwei langen und zwei kurzen Stäbchen besteht und hält es für möglich, dass jedes Stäbchenpaar von gleicher Länge einem längsgespaltenen Chromosomen entspricht. Folgerichtig müsste er jedes Stäbchenpaar als doppelwertiges Element, entsprechend den Vierergruppen von Cyclops, anerkennen. Die Vereinigung der einfachen Chromosomen von Cyclops in doppelwertige hält Boveri für einen Prozess, welchem dieselbe Bedeutung zukommt, wie der Kopulation der Infusorien, während er in der Chromosomengruppe von Ascaris eine parallele Kopulation zweier längs gespaltener Chromosomen annimmt. Auf Grund dieser hypothetischen Kopulation fährt Autor fort, die Chromosomen-

gruppe von Ascaris als Vierergruppe im Sinne derjenigen von Cyclops zu bezeichnen.

Nach meiner Meinung gehören die Chromosomengruppen von Ascaris zu den Komplexen von Vierergruppen, welche bei einigen Tieren angetroffen werden. In den Eiern von Canthocampus (Häcker 17) bildet das Chromatin unter gewissen Bedingungen eine „provisorische Vierergruppe", welche in der weiteren Entwicklung in zwölf echte Vierergruppen zerfällt. Mathiesen (18) hat in letzterer Zeit in den Eiern von Süsswasserplanarien (Dendrocoela) aus Chromatinringen hervorgehende Gruppen von vier Körnern beschrieben, welche den echten Vierergruppen sehr ähnlich sind, doch erkennt sie Autor als solche nicht an. Diese Vierergruppen verschmelzen miteinander und bilden vier massive Chromosomen, welche an den folgenden Richtungsteilungen teilnehmen.

Zum Schluss halte ich es für notwendig, einige Worte über die Verbindungsbrücken der Chromosomen hinzuzufügen. Während der Krümmungen der Chromosomen verschwinden die Brücken zwischen den Enden der verschiedenen Paare, stets bleiben sie jedoch zwischen den mittleren Abschnitten der Chromosomen erhalten; ebenso verschwinden sie nicht zwischen den Chromosomen eines Paares. Die nach der ersten Richtungsteilung nachgebliebenen Chromosomen weisen gewöhnlich 1—2 Brücken zwischen den mittleren Abschnitten auf. Während beide Chromosomen einer jeden Gruppe ihre Lage in der den Spindelfäden parallelen Ebene annehmen, treten auch die anderen Brücken auf. Die Brücken haben, kurz gesagt, offenbar eine hervorragende mechanische Bedeutung und entsprechen in dieser Hinsicht den Lininfäden zwischen den Chromosomen der zweiten Teilung der Salamanderspermatozyten, welche von Meves entdeckt worden sind (19).

Während des ersten Auseinanderrückens der Tochterchromosomen in dem vollkommen homogenen Derivat der ursprünglichen Spindel wachsen die Brücken beträchtlich in die Länge und verschwinden, sobald zwischen den Chromosomen neue achromatische Fäden auftreten. Bisweilen bleibt eine Brücke bis zum Ende des Auseinanderrückens der Tochterplatten erhalten, wie es bereits Boveri beschrieben hat, nach dessen Ansicht den Brücken die Bedeutung zukommt, die vier chromatischen Stäbchen

zu einem ganzen chromatischen Element zu verbinden. In den Spermatozyten von Ascaris sind die Brücken, nach den Beobachtungen von Brauer, nur in einigen Fällen wahrnehmbar und überhaupt schwach entwickelt. In den Spermatozyten vollzieht sich das Auseinanderrücken der Chromosomen unter dem Einfluss der Zentralkörperchen, welche in den Eiern von Ascaris fehlen; dieser Umstand kann darauf hinweisen, dass den Brücken eine gewisse Bedeutung im Beginn des Auseinanderrückens der Tochterplatten der ersten Richtungsteilung zukommt.

Zum Schlusse bitte ich Herrn Prof. Dr. A. S. Dogiel, Direktor des anatomisch-histologischen Laboratoriums der Universität St. Petersburg, hiermit meinen aufrichtigen Dank entgegennehmen zu wollen; dank seinem Rate und auf seine Veranlassung habe ich die vorliegende Untersuchung unternommen.

Literaturverzeichnis.

1. Boveri, Th.: Zellenstudien. Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, 1887.
2. Hertwig, O.: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für zelluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. 36, 1890.
3. Brauer: Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. 42, 1893.
4. Van Beneden et Julin, Charles: La Spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. de l'Académie de Belgique, Ann. 53, ser. 3, t. 7.
5. Sabaschnikoff, M.: Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von Ascaris megalocephala bivalens. Bulletin de la Société Impér. des Naturalistes de Moscou, 1897.
6. Moszkowski, Max: Zur Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. 58, 1901.
7. Boveri, Th.: Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anat. Anz. 1887.
8. Derselbe: Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, Festschrift f. K. v. Kupffer, 1901.
9. Häcker, Valentin: Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. 46, 1895.

10. Derselbe: Über das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernbestandteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XXXVII, N. F. XXX, 1902.
11. Derselbe: Über generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilungsbilder. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. 43, 1894.
12. Flemming, W.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. 29, 1887.
13. Häcker, V.: Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. 1. Über die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., B. 41, 1893.
14. Sutton, W. S.: On the Morphology of the Chromosome group in Branchystola magna. Biol. Bull., Bd. IV, 1902.
15. van Beneden, Ed. et Neyt, A.: Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Académie de Belgique, Ser. 4, T. 14.
16. Tretjakoff, D.: Langgestreckte Kerne im Samenblasenepithel des Grasfrosches. Internationale Monatschrift f. Anatomie und Physiologie, Bd. XX, 1903.
17. Häcker, V.: Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. 45, 1895.
18. Mathiesen, E.: Die Eireifung und Befruchtung der Süsswasserdendrocoelen. Zool. Anz., Bd. XXVII, No. 1, 1903.
19. Meves, Fr.: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. 48, 1897.

Figurenerklärung auf Taf. XXI.

Sämtliche Figuren sind vermittels des Zeichenoculars von Leitz bei einer Vergrösserung mit Leitz homog. Ölimmersion 1/12, bei einer Tubuslänge von 160 mm, nur Fig. 3a bei einem vollständig ausgezogenen Tubus gezeichnet worden.

Fig. 1. Frühere Stadien der Chromosomendifferenzierung.
a. Grosse achromatische Körner nach dem Schwund der Keimbläschenmembran; intermediäre Anhäufung chromatischer Körner und Chromosomengruppen (ihre mittleren Abschnitte). Letztere liegen in der Ebene der Zeichnung, infolgedessen in jeder Gruppe nur zwei Chromosomen sichtbar sind. *b.* Späteres Stadium, wenn der helle Raum um die Chromosomen auftritt; die Gruppen der letzteren liegen senkrecht zur Ebene der Zeichnung. *c.* Zwei verschieden differenzierte Chromosomengruppen, die in der Ebene der Zeichnung liegen. *d.* Bildung der Spindel.

Fig. 2. Tangentiale Lage der Spindel.
a. Ein Chromosomenpaar. *b.* und *c.* Paarige Anordnung der Chromosomen, deren Gruppen parallel zur Ebene der Zeichnung gelegen sind. *d.* Beginn der Krümmung der Chromosomen.

Fig. 3. Radiäre Lage der Spindel.
a. Senkrecht zur Ebene der Zeichnung gelagerte Chromosomengruppen; infolge der Krümmung der Chromosomen ist hier besser als in der vorhergehenden Figur die paarige Anordnung und die Verbindung der Chromosomen sichtbar. *b.* Ein Chromosomenpaar. *c.* und *d.* Beide Gruppen sind in der Perspektive dargestellt, um das nicht Zusammenfallen der Krümmungen der Chromosomenpaare zu zeigen.

Fig. 4. Ein dem Auseianderrücken der Chromosomen unmittelbar vorausgehendes Stadium. *a.* Beide Gruppen sind in der Perspektive dargestellt. *b.* In jeder Gruppe sind nur zwei Chromosomen sichtbar, die beiden übrigen biegen unter den ersteren.

Fig. 5. Auseinanderrücken der Tochterchromosomen, Verlängerung der Brücken und Querspaltung des unteren Chromosoms.

Fig. 6. Metaphase der ersten Richtungsteilung. In der Mitte der Spindel ist der Zwischenkörper von Flemming sichtbar.

Fig. 7. Querspaltung der Chromosomen der langen Gruppe. Beide Gruppen sind in der Perspektive dargestellt. *a.* Ein früheres Stadium als *b.*

Fig. 8. Ein Chromosomenpaar der langen Gruppe.

Fig. 9. *a, b.* Querspaltung der Chromosomen der langen Gruppe.

Fig. 10. Gruppe mit drei quergespaltenen Chromosomen.

Fig. 11. Verschmelzung der gegenüberliegenden Hälften verschiedener Chromosomen.

Fig. 12. Zwei Chromosomen der zweiten Richtungsteilung.

Ascaris megal. univalens.

Fig. 13. Ein Chromosomenpaar eines früheren Stadiums der Spindelbildung.

Fig. 14. Chromosomengruppe, die in der Ebene der Zeichnung gelegen ist und in der Perspektive dargestellt ist. Krümmung und Vereinigung (unten) der Chromosomenenden. Die Strahlung ist nicht im Querschnitt gezeichnet, aber so, wie sie sich beim Drehen der Mikrometerschraube zeigt.

Fig. 15. Tangentiale Lage der Spindel. Jedes Chromosom ist an seinem Ende gekrümmt in der Richtung zum entsprechenden Pol.

Fig. 16. Stadium des Sternes während der ersten Furchungsteilung von Ascaris meg. bivalens.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin).

Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala.

Von

D. Tretjakoff.

Hierzu Tafel XXII—XXIV und 1 Textfigur.

Die Forscher der letzten Zeit, die sich mit dem Studium der Spermatogenese bei Ascaris megalocephala befassten, richteten ihre besondere Aufmerksamkeit auf die Bildung der Chromosomen. Was die endgültige Umbildung der Spermatiden in die Spermatozoen anbetrifft, so bleibt die Mitteilung von van Beneden und Julin (1) bisher die einzige, wo diese Phase der Spermatogenese mit Hilfe von Methoden untersucht worden ist, die von den modernen nicht weit entfernt sind. In der Arbeit der belgischen Autoren findet man zu gleicher Zeit die ersten Angaben über die Veränderungen, die die Chromatinsubstanz während der Spermatogenese bei Ascaris megalocephala erleidet.

Van Beneden und Julin unterscheiden in der Hodenröhre der Ascaris drei Abschnitte: région formative, région de maturation und région de multiplication.

In der région formative findet die Fortpflanzung der primären Geschlechtszellen auf dem Wege der Karyokinese statt. Von dieser unabhängig unterliegt gleichzeitig das Chromatin der ruhenden Zellen nacheinander folgenden Veränderungen. In den Anfangsteilen der région formative nimmt das Chromatinnetz nur die Peripherie des Kerns ein, in der Folge aber füllt sich der ganze innere Raum mit Chromatinkörnchen aus, die späterhin mit einander verschmelzen und einzelne Klümpchen bilden. Am Ende der région formative nimmt der Kern an Umfang ab, wobei er keine Spur eines Chromatinnetzes zeigt und stellt eine homogene Bildung dar, die in Carmin gleichmässig sich färbt.

Dieselben Autoren haben die karyokinetischen Figuren, die zuerst von Nussbaum (2) in der région formative beobachtet worden sind, mit grosser Ausführlichkeit beschrieben. Nach ihren Beobachtungen treten im Stadium der Äquatorialplatte zwei, drei oder vier Chromosomen auf. In der Reifegegend entwickelt sich auf Kosten der homogenen Chromatinmasse ein neues Netz, das sich von dem in der région formative befindlichen dadurch unter-

scheidet, dass der grösste Teil des Chromatins in der Gestalt eines exzentrisch gelagerten Klümpchens verbleibt. Die Chromatinteilchen die ein lockeres Netz in der Peripherie des Kernes bilden, vereinigen sich allmählich und verschmelzen mit demselben.

In demselben Moment beginnt das Anwachsen des Protoplasmas, sowie die Veränderung seiner Struktur. Es treten im Protoplasma glänzende Granula auf, die allmählich an Umfang und an Zahl zunehmen und die gänzlich den Körper der reifen Spermatogonie ausfüllen. Zu gleicher Zeit nimmt das Chromatin die Gestalt eines Körpers von veränderlicher Form an, das der Kernmembran anliegt und zwei helle Vakuolen enthält. Das Körperchen ist häufig bisquitartig eingeschnürt in der Mitte, wobei jede Hälfte eine der genannten Vakuolen einschliesst. In der Reifegegend wandelt sich das Chromatinkörperchen in ein gebogenes Stäbchen um, welches mit seinen Enden gegen die entgegengesetzten Kernpole sich stützt, alsdann streckt es sich allmählich aus und nimmt wegen der verdickten Enden und der Einschnürung in der Mitte die Form einer Sanduhr an. Endlich löst sich die Verbindung der beiden Hälften auf. Auf diese Weise entstehen zwei Chromatinelemente. Die darin verbliebenen Vakuolen vergrössern sich, rücken auf die Peripherie der Chromatinmasse zu, wobei beide Chromatinelemente sich in der Längsrichtung spalten. Durch zwei nacheinanderfolgende Teilungen bildet jede Spermatogonie vier Spermatiden (Spermatocyten nach van Beneden). Der Umstand, dass in den sich teilenden Zellen der Reifegegend nur zwei Mutterchromosomen enthalten sind, während in der Formationsregion ihre Zahl bis vier beträgt, gibt den belgischen Autoren Anlass zur Annahme, dass in der Reifezeit die Reduktion der Zahl der Chromosomen stattfindet.

Bekanntlich machen van Beneden und Julin ihre Forschungen ohne zu wissen, dass die Ascaris megalocephala zwei Abarten hat, die bivalens und die univalens. Brauer (4) nimmt an, dass die genannten Forscher bei der Untersuchung der Spermatogenese es mit der Ascaris megalocephala bivalens zu tun hatten.

Der Unterschied in der Spermatogenese bei Ascaris megalocephala univalens zwischen der bei Asc. meg. bivalens, sowie das Bestehen einer völligen Ähnlichkeit zwischen der Ovo- und Spermatogenese beider Abarten sind erst durch die Untersuchung

O. Hertwigs (3) bekannt geworden. Genau so wie van Beneden und Julin unterscheidet auch O. Hertwig drei Zonen: Keimzone, Wachstumszone und Reife oder Teilzone.

In den karyokinetischen Figuren der Keimzone bei Ascaris meg. univalens zeigen sich zwei Mutterchromosomen in Form von gewundenen und an den Enden verdickten Fäden. In den früheren Stadien entdeckt man einen Faden, der durch Querteilung in zwei Teile zerfällt. Jedes Chromosom nimmt dann häufig die Gestalt eines Fragezeichens an. Dagegen weisen die Chromosomen derselben Zone bei Asc. meg. bivalens vier Fäden auf, die immer stark gewunden und mit dicken Enden versehen sind. Was nun die Angabe van Benedens und Julins, die in derselben Zone zwei, drei und vier Chromosomen beobachtet haben, anbetrifft, so nimmt O. Hertwig an, dass die belgischen Autoren es bald mit der univalens, bald mit der bivalens zu tun hatten. Der Befund von drei Chromosomen kann derselben Meinung nach, als Fehlgriff infolge mangelnder technischer Präparate betrachtet werden.

Die Produkte der Teilung der primären Geschlechtszellen verharren längere Zeit in Ruhe, während deren sie an Umfang zunehmen. Am Anfang der Wachstumszone zeichnen sich die Zellen durch dünnes körniges Protoplasma, sowie durch grosse Menge Chromatin aus, welches im membranlosen Kern ein engmaschiges Netz bildet. Ein kleines Kernkörperchen, das an der Grenze zwischen Chromatin und Protoplasma sich befindet, stellt gewöhnlich eine flache Bildung dar.

Im weiteren Verlaufe des Wachstums zeigen sich im Protoplasma Dotterkörnchen, deren Zahl rasch zunimmt. Nachdem sich der ganze Zellenkörper mit diesen Einschliessungen gefüllt hat, nehmen die Körnchen eine ovale Form an, wobei dieselben eng verbunden sind mit Stäbchen, die in der Längsaxe des Ovals zu liegen kommen. Mit dem Wachstum des Protoplasmas wächst auch zugleich der Umfang des Kerns, das Chromatin aber häuft sich zu einem Klümpchen zusammen, in dem noch einzelne Körnchen kenntlich sind. Ausserdem ziehen einzelne Lininfäden mit in denselben eingebetteten Chromatinkörnchen von dem erwähnten Klümpchen zur Peripherie des Kerns hin. In den ganz ausgewachsenen Spermatogonien (Samenmutterzellen O. Hertwigs) bleiben anstatt des Chromatinklümpchens lediglich

die Fäden, welche teils der Kernmembran anliegen, teils den inneren Raum des Kerns durchkreuzen. In derselben Zeit rückt das Kernkörperchen auf die Mitte des Kernraumes zu, nimmt verschiedene Formen an und verhält sich zur Färbung anders als das Chromatin. Auch begegnet man häufig zwei oder drei Kernkörperchen, bei gewisser Bearbeitung entdeckt man sogar mehrere noch kleinere Körnchen, die sich ebenso, wie der Nukleolus, färben. In der Wachstumszone der Ascaris meg. univalens sowie Ascaris meg. bivalens machen sich keine besonderen Verschiedenheiten bemerkbar, es sei denn im Umfange des Kerns.

Die vorhergehenden Stadien der ersten Teilung, die den Anfang der Reifezone bilden, werden bei der Ascaris megalocephala univalens von weiteren Veränderungen begleitet Die Chromatinteilchen verbinden sich enger miteinander, es treten klarer und bestimmter die einzelnen Fäden hervor, deren verdickte Enden frei im inneren Raum des Kerns liegen. Die so erhaltene Bildung wird vom Autor mit einer Ophiure verglichen; dieselbe lagert sich im Kern exzentrisch an und hängt an den Lininfäden. Jede Ophiure besteht aus vier Chromatinfäden, deren Mittelstücke dicht aneinander liegen und deren verdickte Enden nach den Seiten hin gebogen sind. Es bleiben jedoch häufig zwei Chromatinfäden in ihrem ganzen Verlaufe parallel, wobei sie dicht aneinander liegen.

Die Ablenkung der Enden bleibt auch nach der erheblichen Verkürzung der Fäden bestehen. Als Resultat der Verkürzung sind vier dicke Stäbchen zu verzeichnen, die sichelförmig gebogen und deren konvexe Seiten gegeneinander gerichtet sind. Dabei verkleinert sich das Kernkörperchen und wandelt sich schliesslich in ein kleines Körnchen um. Zu gleicher Zeit treten im Kern noch zwei bis drei ebensolche Körnchen auf.

Die Centrosomen erscheinen im Protoplasma an der Peripherie des Kerns in der Gestalt von zwei Punkten, deren jeder von einer kleinen sternartigen Zone umgeben ist, die, nach der Meinung des Verfassers der Attraktionssphäre van Benedens und dem Archoplasma Boveris entspricht. Der Nukleolus und die ähnlichen im Kerne befindlichen Körnchen verschwinden. Damit sind die Vorstadien der Teilung in der Reifezone bei der Ascaris meg. univalens zu Ende.

Die entsprechenden Stadien der Reifezone bei der Ascaris meg. bivalens zeichnen sich lediglich durch ihr kompliziertes Aussehen der Chromatinbildungen aus. Während das Chromatin von der Membran absteht und Fäden bildet, bemerkt man häufig zwei dicht nebeneinander liegende Parallelfäden. Indessen fällt es schwer, infolge der Gewundenheit und der regellosen Form der Fäden ein Urteil über die Art und Weise, wie dieselben zustandekommen, zu fällen. Im weiteren Verlaufe des Vorganges lagern sich die Fäden in zwei Gruppen, deren jede, der Struktur und Wandlung nach, der betreffenden Gruppe der Ascaris megalocephala univalens entspricht. Bei der Verkürzung der Fäden verschwindet der Kern, der sich zu dieser Zeit erheblich verkleinert hat; dasselbe geschieht auch mit den übrigen kleineren Körnchen, die wahrscheinlich Derivate des Kernkörperchens sind. Beide Centrosomen erscheinen im Protoplasma neben der Kernmembran. Jede derselben hat eine ovale Form, liegt dicht der Kernmembran an und ist, ausser von einer kleinen Sternsphäre, noch von einem hellen Raum, der von Dotterkörnchen frei ist, umgeben.

Ebenso wie O. Hertwig, beschränkt sich auch A. Brauer in der Erforschung der Spermatogenese bei der Ascaris megalocephala (4) auf die Untersuchung der Chromosomenbildung sowie der Teilung der Spermatozyten, wobei auf die Spaltung der Chromosomen ein besonderes Gewicht gelegt wird. In der Keimzone bemerkt der Autor eine Längsspaltung schon in jenem Stadium der Karyokinese, wo noch ein Chromatinfaden vorhanden ist.

Nach den Beobachtungen desselben Forschers tritt die Bildung sowie die Spaltung der Chromosomen in der Wachstums- und Reifezone viel klarer bei der Ascaris meg. bivalens hervor. Im Anfangsteile der Wachstumszone enthalten die Zellen ruhende Kerne, die den ruhenden Kernen der Keimzone ähnlich sind. Das Chromatin liegt in den Lininfäden in Form der Körnchen von annähernd gleicher Grösse eingebettet. Es ist immer ein Kernkörperchen vorhanden, das eine geringere Affinität zur Färbung besitzt, als das Chromatin. Nach dieser Phase verändert sich das Bild des Kerns rasch. Die Chromatinkörnchen bilden an einer Stelle des Kerns ein Klümpchen, was schon von van Beneden, Julin und O. Hertwig beschrieben worden

ist. In den Fäden aber, die von dem exzentrisch gelagerten Klümpchen zur Peripherie des Kerns hinziehen, will Brauer eine Längsspaltung beobachtet haben, wobei jedes der Chromatinkörnchen, aus denen die Fäden zusammengesetzt sind, zweimal in derselben Richtung gespalten ist. Zwar ist zu Anfang, da die Fäden noch dünn sind, die Spaltung kaum bemerkbar; später jedoch, als die Chromatinkörnchen miteinander verschmelzen, tritt ihre Struktur mit besonderer Deutlichkeit hervor. Die Fäden, von einem Pole aus gesehen, oder die einzelnen Klümpchen der Chromatinkörner stellen vier Körner von gleicher Grösse dar, die in einer Fläche in den Winkeln eines Quadrats liegen und von einander durch eine kreuzförmige Spalte, die mit achromatischer Substanz gefüllt ist, getrennt sind. Die einzelnen Fäden und Körnerklümpchen bilden nach der Verschmelzung einen zweifach in der Längsaxe gespaltenen Chromatinfaden. Die Form des letzteren erinnert an die Ziffer 8, nur bleiben die beiden Enden offen und liegen meistenteils nebeneinander in der Mitte des Kerns. Die Chromatinkörner, aus denen der Faden besteht, haben die gleiche Grösse nur im Querschnitt desselben; dagegen sind die Enden des Fadens meistenteils verdickt. Im folgenden Stadium nimmt der Faden die Form eines Hufeisens an, spitzt sich dann später zu einem Winkel zu und zerfällt schliesslich durch Querteilung in der Winkelspitze in zwei Segmenten. Jedes Segment stellt ein vierseitiges Prisma mit abgerundeten Kanten dar. Die vier Chromatinstäbchen, die das Segment bilden und die an den Prismakanten lagern, sind untereinander durch achromatische Substanz verbunden, in der mitunter sich dunkel färbende Querfäden kenntlich sind.

Nach Meinung Brauers bietet die Ascaris megalocephala univalens kein günstiges Objekt für die Forschung der Chromatinbildungen. Es ist nämlich die Chromatinmenge in den Geschlechtszellen dieser Abart zu gering, um die Struktur derselben mit genügender Klarheit hervortreten zu lassen. Nichtsdestoweniger weisen die Chromatinfäden der Wachstumszone, die von exzentrisch gelagerten Klümpchen auf die Peripherie des Kerns zurücken, eine Längsspaltung auf. Zwar liefern die so erhaltenen Bilder keinen direkten Beweis, dass auch hier eine zweifache Längsspaltung vorliegt, allein letztere ist in hohem Grade wahrscheinlich, da die Fäden in allen möglichen Lagerungen eine

Längsspaltung aufweisen. Aus den Fäden und den Chromatinkörnern bildet sich ein Faden, der dann sehr deutlich, zweifach in der Längsaxe gespalten ist; derselbe verkürzt sich allmählich und nimmt die Gestalt eines Chromatinsegmentes an.

Die eigenen Untersuchungen.

Für meine Untersuchungen benutzte ich nach Möglichkeit frische Spülwürmer. Den Anweisungen Brauers gemäss, der sein Material aus derselben Quelle und unter denselben Bedingungen erwarb, als es mir möglich war, öffnete ich die Würmer, ohne dieselben vorher in physiologische Kochsalzlösung gelegt zu haben. Die Geschlechtszellen nebst einem Teil des Darmes wurden sofort in Fixierflüssigkeiten gebracht. Als solcher bediente ich mich hauptsächlich verschiedener Mischungen, aus Sublimatlösung, absolutem Alkohol und Essigsäure bestehend. Die besten Resultate erzielte ich bei Anwendung einer Mischung, die von Lenhossek (5) vorgeschlagen ist:

Sublimat conc. = 75 cm.
Alkohol absol. = 25 cm.
Eisessig = 5 cm.

Die Flüssigkeiten Zenkers und Hermanns erwiesen sich in manchen Beziehungen als sehr nützlich, aber keine derselben lieferte klare Bilder des Chromatins; Hermann'sche Flüssigkeit, sowie die Flemming'sche, auch Sublimatmischungen mit blosser Essigsäure verursachen häufig die Schrumpfung der Spermatogonienkerne.

Die Färbung geschah vermittels Hämatoxylin und Eisenalaun nach der Methode M. Heidenhains; zur Vorfärbung diente Bordeaux.

Zur Bezeichnung einzelner Zonen bediene ich mich der Terminologie von O. Hertwig.

In der Keimzone der einen sowohl wie der anderen Abart vermochte ich nichts wesentlich neues im Vergleich zu den Beschreibungen der obengenannten Autoren sowie Fürsts (6) zu bemerken. Manche Einzelheiten der karyokinetischen Figuren werden weiter unten behandelt werden.

In der Endstrecke der Keimzone enthalten die Kerne ein peripherisches Chromatinnetz. Trotz der Angabe Brauers finde

ich, dass dasselbe sich in genügender Weise vom Chromatinnetz der Kerne jener Keimzonstrecke, in der karyokinetische Figuren vorhanden sind, unterscheidet. Es besteht nämlich das Netz in der Endstrecke der Keimzone aus Chromatinkörnern von äussert ungleicher Grösse (Fig. 77), dagegen verschmelzen nahezu am Ende der Keimzone die Chromatinkörnchen zu einzelnen Klümpchen, während im Kerne selbst eine grosse Anzahl von sich diffus färbenden kleinen Körnchen zutage tritt. Endlich beginnen die peripherischen Chromatinklümpchen, die fortwährend wachsen, sich von der Peripherie ablösen und auf die Kernmitte zurücken; es ergibt sich dann als Resultat — eine sich diffus färbende, schwarze Chromatinklümpchen einschliessende Masse, die von einem hellen, kugeligen, den Umfang des früheren Kerns behaltenden Raum, umgeben ist. (Fig. 1, 2, 77, 78, 79). Eine besondere Hülle kann an dem hellen Raum nicht beobachtet werden, doch wird derselbe von achromatischen Bälkchen, an denen meistenteils exzentrisch Chromatinmasse hängt, durchkreuzt. Das sich mit Hämatoxylin intensiv färbende Kernkörperchen lagert sich an der Peripherie des Chromatinklümpchens und enthält eine bis zwei Vakuolen. Zu bemerken ist, dass bei der Ascaris univalens an den achromatischen Bälkchen hier und da Chromatinkörnchen hängen bleiben (Fig. 2), während bei der var. bivalens an der Kernperipherie das Chromatin gänzlich fehlt. Bei manchen Individuen zerfallen die grösseren Chromatinklümpchen in kleinere und diffus sich färbende Körner, so dass der ganze Haufen eine gleichmässige Färbung annimmt (Fig. 1,79).

Zweifellos ist es eben dieselbe Phase, in der der Kern, nach Beschreibung von van Beneden und Julin, homogen erscheint, und es ist somit die Beobachtung der belgischen Autoren hinsichtlich der Umwandlung des peripherischen Netzes in eine kompakte Chromatinmasse vollständig richtig, ausser der Behauptung, dass in dieser Phase der Kern einen minimalen Umfang annimmt. Anders jedoch wird der bezeichnete Chromatinzustand von O. Hertwig geschildert, nach welchem das Chromatin im membranfreien Kern ein engmaschiges Netz bildet, an dessen Peripherie sich ein flaches Kernkörperchen lagert. Soviel aus der Beschreibung und Zeichnung zu ersehen ist, glaube ich, dass es sich hier eben um jenes Stadium handelt, das von mir oben

beschrieben worden ist. Wie bei den belgischen Autoren, so vermisst man auch bei O. Hertwig die Erwähnung und Abbildung des von mir beobachteten, das Chromatinklümpchen umgebenden, hellen Raumes. Aus den Beschreibungen Brauers leuchtet nicht ein, ob derselbe eine ähnliche Phase beobachtet hat; denn wohl findet der Autor, dass am Anfang der Wachstumszone fast das gesamte Chromatin einen exzentrisch im Kern gelagerten Haufen bildet, von der zur Kernperipherie Chromatinfäden hinziehen, in welchen eine Längsspaltung zu erkennen sei, doch bezieht sich, wie weiter unten gezeigt werden soll, Brauers Bild auf die späteren Stadien der Wachstumszone. Nun teilen van Beneden und Julin, sowie O. Hertwig mit, dass gleich nach der erwähnten Phase die Kernstruktur sich ändert und dass das Chromatinnetz eine der soeben angeführten Beschreibung Brauers entsprechende Gestalt annimmt, doch verhält sich nach meinen Beobachtungen die Sache wesentlich anders. Sogar bei Individuen, bei denen der Chromatinhaufen ganz homogen gewesen ist, erscheinen am Ende des Stadiums grössere und intensiv sich färbende Klümpchen aufs neue, während die kleineren und diffus gefärbten Körner allmählich schwinden; die gesamte Bildung wird lockerer und wächst in der Richtung zur Kernperipherie an, den hellen Raum wiederum ausfüllend. Ausser der Klümpchen treten Chromatinfäden zutage, besonders ausgeprägt am Rande der gesamten Masse, wo sie meistenteils Bogen (Fig. 80) bilden, die mit ihren konvexen Seiten gegen die Kernperipherie gerichtet sind. Dabei zerfallen die grösseren Klümpchen in kleinere, sich intensiv färbende Körner, die nach Aneinanderreihung Fäden bilden, so dass, wenn das Chromatin die Kernfläche erreicht, keine Spur von grösseren Klümpchen und sich diffus färbenden Körnchen zu finden ist (Fig. 3, 82).

Die ganze Kernperipherie erscheint zuletzt mit perlenschnurartigen Chromatinfäden, die aus Körnern von annähernd gleicher Grösse bestehen, ausgefüllt. Doch weist die Zahl, sowie die Form der Fäden keine Regelmässigkeit auf, denn bald findet man sie frei auf der Kernoberfläche enden, bald durchkreuzen sie den inneren Kernraum, bald bilden sie teilweise, wie bei der Ascaris bivalens, Ringe von verschiedener Form und verschiedenem Umfang, oder gar 8-artige Figuren usw. (Fig. 81, 82). Das Kernkörperchen folgt dem Wachstum des Chromatins, erreicht

dann die Kernperipherie, woselbst es bis zum Ende des Stadiums verbleibt. Merkwürdig ist es, dass trotzdem diese Phase eine ungefähr ebenso lange Hodenstrecke in Anspruch nimmt, wie die frühere, sie doch in den Beschreibungen und Abbildungen der Autoren fehlt. Die für diese Phase charakteristischen perlenschnurartigen Fäden bedecken die Kernperipherie ziemlich gleichmässig. Die folgenden Veränderungen beginnen damit, dass die Fäden an irgend einer Stelle sich einander nähern und dicht aneinander legen. Von diesem Moment an treten im Verlaufe der Spermatogenese der einen, sowie der anderen Abart bedeutende Verschiedenheiten ein, während in den vorhergegangenen Stadien sich die Spermatogonien der var. univalens von denen der var. bivalens lediglich durch geringere Chromatinmenge, sowie durch geringeren Umfang des Kerns unterscheiden.

Ascaris megalocephala univalens.

Nicht alle Chromatinfäden treten auf einmal zusammen, denn an der Kernperipherie können längere Zeit nicht sehr zahlreiche, lange und zickzackartig gewundene Fäden beobachtet werden (Fig. 4, 5); mit der Zeit aber nähern sich auch diese dem gesamten Haufen, dessen Körner die Färbungsintensität zu verlieren anfangen. Dabei verschwindet, je mehr sich die Fäden immer dichter und dichter aneinanderlegen und eine regelmässige Sternfigur bilden, auch die körnige Struktur in denselben, während das Kernkörperchen im Zentrum der Sternmasse zu liegen kommt (Fig. 6, 7). Doch dauert die gleichmässige, schwache Färbung der letzteren nicht lange an, denn an den Enden der sich gegen die Kernmembran stützenden Fortsätze zeigen sich alsbald grosse schwarze Körner, die späterhin verschmelzen und kurze Stäbchen, meistenteils in der Form eines Kommas, bilden (Fig. 8). Die Stäbchen wachsen in der Richtung zum Zentrum und vereinigen sich mit anderen ähnlichen Stäbchen, wobei das Kernkörperchen gleichzeitig heranwächst und sich teilt, so dass schliesslich eine ganze Menge von kleinen Kernkörperchen sich bildet (Fig. 9, 10). Am Ende dieser Phase bleiben an Stelle der diffus gefärbten Masse wenige Chromatinbälkchen, die von einem bestimmten Punkte der Kernmitte aus zur Peripherie hinstrahlen. Die freien Enden derselben sind meistenteils verdickt und nicht selten verschmelzen einzelne Bälkchen miteinander zu

einem grossen Chromatinklümpchen, das der Kernmembran anliegt. Die Derivate des Kernkörperchens lagern sich dann in Gestalt eines Häufchens kleiner, mit Hämatoxylin intensiv sich färbender Körner in unmittelbarer Nachbarschaft der Bälkchen, an der Verbindungsstelle derselben (Fig. 10, 11) an. Gleichzeitig mit den soeben beschriebenen Veränderungen des Kernes wächst das Protoplasma der Spermatogonie, dessen Struktur kleinkörnig ist. Die peripherischen Schichten desselben sind lockerer, als diejenigen, die dem Kerne näher gelegen sind, so dass jene von einem ganzen Netz heller Kanäle und Vakuolen bedeckt erscheinen, wobei der Kern an Umfang beträchtlich zunimmt.

Die folgenden Umwandlungen des Kernes beginnen damit, dass das Kernkörperhäufchen, welches allmählich die Empfänglichkeit für intensive Hämatoxylinfärbung verloren hat, von den Chromatinbälkchen sich trennt, wodurch die Struktur der letzteren auf ein beträchtliches dem Studium zugänglicher gemacht wird (Fig. 12). Wohl ist die Zahl, sowie die Form und Grösse der in einzelnen Kernen befindlichen Bälkchen äusserst verschieden, so dass die Verschiedenartigkeit der vorkommenden Bilder sich gar nicht beschreiben lässt, jedoch können alle diese Bildungen als Variationen einer Hauptform betrachtet werden, (Fig. 12, 13, 14), die durch vier aus einem Zentrum ausgehende Bälkchen von annähernd gleicher Länge und Dicke charakterisiert wird. Dabei ist jedes Bälkchen der Länge nach in zwei Fäden gespalten, die nicht selten am Ende desselben auseinandergehen, so dass eine Bildung mit vielen Ausläufern entsteht; aber noch öfter kommt es vor, dass die einzelnen Bälkchen paarweise mit einander verschmelzen und ein kompaktes Chromatinklümpchen bilden (Fig. 18). Wenn nur ein Paar (Fig. 15, 22, 26, 29) verschmilzt, so bleiben die übrigen zwei Bälkchen kenntlich, wenn aber auch die letzteren sich vereinigen, so bekommt die ganze Bildung das Aussehen einer Sanduhr (Fig. 25) oder die Gestalt eines ausgezogenen und in der Mitte dünneren Bandes.

Nicht minder bemerkenswert sind die Veränderungen an den Kernkörperchen, die nun sich zusammentun und an Stelle eines Haufens von kleinen Körnchen eine geringere Menge grosser, meistenteils paariger Kernkörperchen abgeben. Dieselben färben sich wohl ziemlich stark mit Hämatoxylin, doch nehmen sie an Präparaten mit Bordeauxvorfärbung eine dunkelrote Schattierung

an, während das Chromatin seine echt schwarze Farbe behält. Für gewöhnlich bleibt in jedem Kern ein paariges Kernkörperchen und daneben ein eingängiges, aber man begegnet auch einer grösseren Anzahl von Gebilden der einen wie der anderen Art.

Die einzelnen Momente in der Entwicklung der Chromatinbälkchen sind von Brauer richtig und genau geschildert worden und nicht minder richtig ist die Angabe desselben Forschers, dass in direkter Weise die doppelte Längsspaltung nicht ans Tageslicht gebracht werden kann, dagegen ist nach meinen Beobachtungen jedes Bälkchen nur einmal in der Längsaxe gespalten, während nach Verschmelzung der Bälkchen sogar jede Spur einer Längsspaltung vollständig verschwindet.

Die protoplasmatischen Granulationen — granulations protoplasmiques van Benedens und Julins — treten in Form von kleinen, kugelrunden Körnern auf, die sich zu Anfang von Protoplasmamikrosomen durch ausgesprochenere Fähigkeit, Hämatoxylinfärbung zu behalten, unterscheiden. Der Umfang sowie die Menge der Granulationen steigt dabei allmählich, während die Spermatogonien jede Spur von einer Befestigung an der Rachis endgültig verlieren und regelmässigere Umrisse gewinnen. Beim Erscheinen der Granulationen behalten die Chromatinbälkchen die oben geschilderte Form, verkürzen sich aber nach Mass der Anhäufung der Granulationen, vereinigen sich dann endgültig, um ein pyramidales oder prismatisches, der Kernmembran dicht anliegendes Körperchen zu bilden (Fig. 18, 31, 32). Nur in seltenen Fällen gelingt es die vier das Körperchen zusammensetzenden kurzen Stäbchen, die parallel nebeneinander verlaufen, ins Auge zu fassen, denn meistenteils bleibt dasselbe ununterbrochen und sogar seine Färbung erreicht die frühere Intensität nicht. Eisenalaun zieht leicht die Hämatoxylinfärbung von der Peripherie des Körperchens aus, sodass lediglich im Zentrum desselben die Färbung haften bleibt. Und nun, während für das Chromatin ein ziemlich lange andauerndes Ruhestadium eintritt, schlagen die Kernkörperchen ganz entgegengesetzte Wandlungen ein, denn erstens färben sich dieselben nun besonders intensiv mit Hämatoxylin und zweitens entwickeln sie am Ende des Stadiums Vakuolen in sich, die mit Bordeaux rosarot sich färben. Dank der Anwesenheit paariger Nukleolen sind

die Hodenschnitte dieser Strecke besonders charakteristisch für die Spermatogonienentwicklung bei der var. univalens.

Das Chromatinkörperchen mancher Individuen sendet Fortsätze aus und nimmt, mit Ausnahme des zentralen Teiles, eine vollständig diffuse Färbung an, dagegen treten die paarigen Nukleolen besonders scharf hervor. Die geschilderte Phase dauert nicht kürzer als die anderen. Bemerkt sei hier, dass A. Brauer nichts über diese Erscheinung berichtet; auch unterlässt er, ähnlich wie andere Autoren, die Kernkörperchenteilung und die Rückverschmelzung der kleinen Kernkörperchen in den früheren Stadien zu beschreiben.

Noch während des Granulationenwachstums zeichnen sich die Mikrosomen, die die Granulationen unmittelbar umgeben, von den übrigen durch ihre Grösse und Form aus. Nachdem sich das gesamte Spermatogonienplasma mit Granulationen ausgefüllt hat, nehmen die letzteren einen gleichmässigen Umfang an, obwohl früher einzelne Granulationen vorkommen, die weit die Grenzen ihrer endgültigen Grösse überschritten haben (Fig. 31). Das zwischen den Granulationen gelegene Protoplasmanetz besteht hauptsächlich aus den erwähnten grösseren Mikrosomen, die allmählich eine immer grössere Hämatoxylinfärbbarkeit gewinnen, während die ganz entwickelten Granulationen diese Fähigkeit verlieren und eine Rosafarbe annehmen (Fig. 32). Indessen, wenn die Protoplasmamikrosomen zur endgültigen Entwicklung gelangen, nehmen die Granulationen wieder leicht die schwarze Farbe auf, doch verlieren diese Farbe sowohl jene wie diese unter Einwirkung von Eisenalaun schneller, als die Nukleolen und das Chromatin. Häufig kehrt die Hämatoxylinfärbbarkeit nicht bei allen Granulationen gleich wieder, sondern tritt erst in vereinzelten Körperstellen hervor (Fig. 33). Nebenbei verändern die Granulationen ihre Form, indem dieselben zum grössten Teil oval werden, zum kleineren Teile aber unregelmässige, aber immerhin rundliche Umrisse annehmen. Die intensiv gefärbten Protoplasmamikrosomen verschmelzen miteinander zu länglichen, der Längsaxe der Ovalkörner folgenden, Stäbchen (Fig. 34). Den grösseren Körnern mit unregelmässiger Form liegen zwei oder drei Stäbchen in verschiedenen Richtungen an, bis zu einem gewissen Grade in der Granulationensubstanz eingeschlossen und sind also nicht lediglich an der Oberfläche der letzteren gelegen.

Da in den späteren Stadien alle Granulationen eine ovale, in ihrer peripherischen Schicht ein Stäbchen einschliessende Gestalt annehmen, so darf als wahrscheinlich vermutet werden, dass die Körner von unregelmässigen Umrissen lediglich Übergangsformen zu den ovalen darbieten, und dass die letzteren, die doch an Umfang kleiner sind, Produkte der Teilung der ersteren darstellen. Die Lage der Granulationen im Verhältnis zum Zellkörper hat in diesem Stadium keine Regelmässigkeit aufzuweisen. Die Mikrosomen und die Stäbchen sind von O. Hertwig beschrieben und illustriert worden; dieselben haben weder vor noch nach ihm die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen.

Das Verhalten des Chromatins sowie der Nukleolen zur Färbung ändert sich sofort, nachdem das Protoplasma die geschilderte Struktur angenommen hat, denn die Kernkörperchen weisen jetzt wieder eine grosse Affinität zur Bordeauxfärbung auf, wobei die in denselben enthaltenen Vakuolen schwer kenntlich werden. Von allen anwesenden Kernkörperchen behalten nur eines, selten zwei ihre Grösse, während die übrigen allmählich degenerieren und wandeln sich in kleine schwarze Körnchen von häufig unregelmässiger Form um. Die achromatischen Teilchen häufen sich meistenteils neben solchen degenerierten Nukleolen an, sodass im übrigen Kernraum nur dünne achromatische Fäden bleiben. Das Chromatinkörperchen zerfällt in einzelne Körner und da die letzteren sich diffus mit Hämatoxylin färben und die grösseren Nukleolen, die meistenteils eine ähnliche Färbung aufweisen, dem Chromatin nahe zu liegen kommen (Fig. 35, 36), so ist die eingehende Analyse der gegenseitigen Verhältnisse jener zu diesen ein Ding der Unmöglichkeit. Allerdings macht die Erscheinung den Eindruck, als ob die Nukleolen auf die weitere Gestaltung des Chromatins einen Einfluss übten, die darin bestehen würde, dass die diffus gefärbten Körner eine echtere schwarze Farbe annehmen und, nach Vereinigung, zwei kurze Bänder bilden, die mit ihren Mitten nebeneinander lagern, dagegen an den Enden voneinander abweichen (Fig. 37, 38, 39). Jedes Band ist in der Längsaxe in zwei Parallelfäden gespalten. Das Kernkörperchen wird wiederum klar kenntlich, jetzt enthält es keine Vakuolen mehr und verkleinert sich allmählich. Die oben erwähnten — eins bis zwei — schwarzen Körnchen, die von einem Haufen von achromatischen Teilchen umgeben sind,

erhalten sich auch, wobei der Haufen eine regelmässige oder in einer Richtung ausgezogene Sternfigur bildet, von deren Fortsätzen nach allen Richtungen hin Lininfäden ausstrahlen (Fig. 37, 38). Die geschilderte Bildung liegt immer in einer gewissen Entfernung von der Kernmembran und erinnert sehr dem Aussehen nach an das später im Protoplosma erscheinende Centrosom, sodass sie eben als solches von A. Brauer anerkannt wurde.

Aber diejenigen Figuren, die der Teilung des in Brauers Beschreibungen gemutmassten Centrosom entsprechen, haben keine bisquitartigen Formen und wenn man im Kern zwei solchen Figuren begegnet, so erweisen sich ihre Zentralkörner sowie die Lininsphäre der Grösse nach als voneinander verschieden. Das spätere Schicksal der Bildung, sowie der ganze Verlauf der ersten Teilung der Spermatozyten liefern keine Anhaltspunkte für die Annahme, dass das Centrosom aus dem Kern hervorgehe. Was nun das geschilderte Gebilde betrifft, so verliert letzteres kurz darauf ihre Lininsphäre, während das schwarze Körnchen der Kernmembran anliegt, sowie es mit einem grossen Nukleolus der Fall ist, behält aber, ähnlich wie der letztere, auf der Oberfläche eine dünne Schicht von rosaroter Substanz. Zu Anfang der ersten Teilung verschwindet jedoch beides.

Nach Reduzierung der Lininsphäre bewahrt das Chromatin, wie früher, die Gestalt von zwei bandförmigen, an den Enden leicht verdickten und in der Länge gespaltenen, mit ihren Mittelstücken aneinander lagernden Chromosomen (Fig. 39). Endlich gehen die Enden der paarigen und paralell verlaufenden, die Chromosomen zusammensetzenden, Fäden auseinander, wobei die gesamte Gruppe sich später verkürzt, während jeder Faden sich verdickt. Der Querschnitt der Chromosomengruppe, die immer noch dicht der Kernmembran anliegt, stellt eine regelmässige Tetrade dar. Gleich nach dem Erscheinen des Centrosoms im Protoplasma, wandert die Chromosomengruppe allmählich zur Kernmitte. Nebenbei sei bemerkt, dass die Centrosomen im Protoplasma immer zu zwei erscheinen, sich unmittelbar an der Kernmembran lagern und dass dieselben nichts mit dem Kerninhalt zu tun haben.

In den frühen Stadien der Wachstumszone bemerkt man im Spermatogonienprotoplasma ein kleines schwarzes Körnchen.

Die Beharrlichkeit der topographischen Verhältnisse desselben — es lagert nämlich in den peripherischen Protoplasmaschichten — sowie seine Anwesenheit in der Zelle, berechtigt uns, in demselben ein Centrosom oder ein Centriol zu sehen, das sich nach Teilung in der Keimzone wiederfindet. Indessen erlauben die Granulationen sowie die Mikrosomen nicht, das Schicksal des bezeichneten Körnchens bis zum Auftreten der zweifellosen Centrosomen zu verfolgen.

Während O. Hertwig die Anfangsstadien der Chromosomenentwicklung nur in allgemeinen Zügen behandelt, da er das Hauptgewicht auf die vollständig entwickelten Chromosomen, als Resultat aller Veränderungen, legt, dabei jenem Stadium die Aufmerksamkeit schenkt, in dem die Enden der paarigen Fäden auseinanderweichen, widmet, im Gegenteil, A. Brauer seine besondere Aufmerksamkeit denjenigen Stadien, wo die Längsspaltung auf den Plan tritt und illustriert dieselben durch eine grosse Anzahl von entsprechenden Zeichnungen.

Ascaris megalocephala bivalens.

Jenes Stadium der Wachstumszone der var. bivalens, das sich durch exzentrische Lagerung des Chromatinhaufens auszeichnet, ergibt sich ebensowohl als Resultat der Vereinigung der peripherischen perlenschnurartigen Fäden. Es verschmelzen nämlich früher oder später die Körnchen an der Stelle der gegenseitigen Berührung der Fäden zu einer kompakten Masse von unregelmässiger Form, oder sie legen sich dicht aneinander und bilden somit einen vollständig von den freien Fadenstücken isolierten Haufen (Fig. 83, 84, 85). Da die freien Fadenstücke für eine bestimmte Zeit ihre frühere Gestalt festhalten, so bekommt dieses Stadium eine Ähnlichkeit mit der Synapsis anderer Tiere. Späterhin nehmen die die Fäden zusammensetzenden Körnchen verschiedenen Umfang an, in anderen Fadenstücken wieder verschwinden sie gänzlich, so dass sie nur eine achromatische Grundlage hinterlassen. Da der Kern an Umfang zunimmt, so wächst auch die Entfernung zwischen dem exentrisch gelegenen Chromatinkörnerhaufen und der Kernmembran, doch bleiben jene wie diese miteinander vermittelst gerader achromatischer, mit Chromatinkörnchen ausgerüsteter Fäden verbunden (Fig. 86, 87, 88). Das Kernkörperchen, das in den früheren Stadien nur als

einziges vorkommt, tritt nunmehr in Gestalt eines paarigen oder gar dreiteiligen Körperchens, das mit Hämatoxylin schwach färbbar ist, auf.

Das Spermatogonienprotoplasma dieses Stadiums zeichnet sich ebenso wie bei der var. univalens durch eine grosse Anzahl in den peripherischen Schichten des Zelleibes gelegener, heller Kanälchen und Vakuolen aus. Schon in der Keimzone gelingt es wohl das Vorhandensein im Protoplasma eines intensiv sich färbenden Körnchens nachzuweisen, in diesem Stadium aber erscheinen in den peripherischen Protoplasmaschichten noch 1-2 Körnchen; auch begegnet man gelegentlich solchen Gebilden in der Rachis. Doch ist es mir leider nicht gelungen, in das Verhältnis dieser Körnchen zu dem früheren einzigen, sowohl wie zu den später auftretenden Centrosomen Licht zu bringen. Bemerkt sei hier, dass das Auftreten von Granulationen, sowie von grösseren intensiv sich färbenden Mikrosomen hier in derselben Weise vor sich geht, wie es bei der var. univalens zu geschehen pflegt.

Nach dem Auftreten der Granulationen sendet das Chromatinklümpchen mehr oder weniger lange Fortsätze aus, die aus zwei Parallelfäden bestehen, in denen jedoch die Körnchen sehr unregelmässig verteilt sind (Fig. 88, 89). Der letztere Umstand spricht also gegen die Längsspaltung eines der Fäden, und für die einfache Aneinanderlagerung einzelner selbständiger Fäden überhaupt.

Die Spaltung tritt erst später ein und zwar in allen Chromatinkörnchen auf einmal, wobei (Fig. 20) auch jene vierteiligen Körner zur Beobachtung kommen, die schon A. Brauer aufgefallen sind und die ihn veranlassten, nicht nur in den Chromatinkörnern und -Fäden, sondern auch in der achromatischen Grundsubstanz sowohl jener wie dieser Längsspaltung zu mutmassen. Die Zahl dieser vierteiligen Körner ist nicht gross, meistenteils werden nur einfach geteilte Körner und Fäden gefunden.

Nach der Spaltung verschmelzen einzelne Körner mit einander zu grösseren Körnern, wobei deren Zahl desto mehr sinkt, je grösser deren Umfang wächst. Nachdem die Körner die maximale Grösse erreicht haben, zerfällt auch das exzentrisch gelegene Chromatinklümpchen in einzelne Körner, die Längs-

spaltung aufweisen, so dass der ganze innere Kernraum von einzelnen Chromatinkörnerhäufchen ausgefüllt ist, die durch schwach sich färbende Überbrückungen zu einem Ganzen verbunden sind.

Wie aus Fig. 31 zu ersehen ist, stellt das ganze Gebilde eine ununterbrochene Kette von Chromatinklümpchen vor, die doch niemals die Gestalt eines unversehrten Fadens aufweist, wie es A. Brauer in der Beschreibung des entsprechenden Stadiums schildert.

Im darauffolgenden Stadium sind die Chromatinklümpchen in zwei Gruppen verteilt (Fig. 32). Dann verschmelzen die Chromatinkörner in beiden dichter miteinander und immer mehr prägt sich die endgültige Chromosomenform aus. Aus jeder Gruppe entstehen ferner zwei Chromosomen, die, wie bei der var. univalens, Bänder mit verdickten Enden darstellen (Fig. 83). Anfänglich sind zwar auch deren Mittelstücke verdickt, mit denen die Bänder aneinander liegen, späterhin aber werden die Mittelstücke so dünn (Fig. 94, 95), dass sie nur noch Überbrückungen, die die Chromosomenenden verbinden, darstellen. Nachdem dieselben aber ihre Dicke wiedererlangt haben, so färben sie sich längere Zeit diffuser, als die Enden, so dass ihre Längsspaltung eher vermutet, als veranschaulicht werden kann (Fig. 96, 97). Indessen kommt bei manchen Individuen das Gegenteil zur Ausbildung — dann bleiben die Mittelstücke dick, während sich die Enden zuspitzen. Die Chromosomen solcher Gestalt erinnern sehr an ähnliche Gebilde in den Eiern der Ascaris in den frühen Stadien der Bildung des ersten Richtungskörperchens. Die Bänder weichen weniger nach den Seiten ab, als es bei den Chromosomen mit verdickten Enden der Fall ist, während die zugespitzten Fädenenden eines und desselben Paares nicht selten untereinander verbunden sind (Fig. 128). Die Verkürzung der Gruppen führt zu demselben Resultat, wie bei der var. univalens, d. h. es wandeln sich die Fäden in dicke und kurze, mit verdickten oder verschmälerten Enden versehene, Stäbchen um, die voneinander abweichen und nach verschiedenen Seiten gerichtet sind. Übrigens bleibt nicht selten die paarige Lagerung der Stäbchen ziemlich lange Zeit bestehen (Fig. 98). Durch starkes Ausziehen der Farbe gelingt es nachzuweisen, dass die Stäbchen keineswegs streng gleichartige Gebilde vor-

stellen, sondern dass sie aus fest zusammengefügten Chromatinkörnchen bestehen, wodurch die Umrisse der Stäbchen ein zackiges Aussehen erhalten. Eine Halbmondform, wie sie O. Hertwig sehr richtig beschrieben, wie auch seine Beobachtung, dass die Centrosomen im Protoplasma in der Zahl von zwei, anfänglich dicht aneinander lagernd, auftreten, nicht zu bezweifeln ist (Fig. 99). Was nun aber seine ophiurenartigen Bildungen betrifft, so glaube ich annehmen zu müssen, dass dieselben von der Wirkung der Reagentien herrühren. Denn während bei der Benutzung der Lenhossek'schen Mischung alle Spermatogonienchromosomen gleichmässige Dicke behalten, weisen die mit Sublimat oder Sublimat-Essigsäure fixierten Präparate in den der Hodenwand anliegenden Zellen dünnere und gewundenere Chromosomen auf, die mit den von Hertwig gekennzeichneten Figuren auf das genaueste übereinstimmen, indessen sind die Chromosomen in den Zellen, die in der Hodenröhre eine Mittellage einnehmen, ebenso dick und ebenso intensiv färbbar, als die mit Lenhossek'scher Mischung fixierte Präparate. In den meisten Fällen sind die Chromosomengruppen untereinander mittelst achromatischer Brücken verbunden, in denen Chromatinkörnchen, Überreste der im früheren Stadium genannten Kette von gespaltenen Körnern eingebettet sind (Fig. 98, 99). Auch kommt es nicht selten vor, dass die beiden Chromosomengruppen mit Hilfe der erwähnten Chromatinkörnchen zu einer Stange verschmelzen. Diese Bedingungen eben sind es, die A. Brauer irrtümlich für den Faden der ersten mitotischen Figur, nur zweifach gespaltenen, gehalten hat. In Wirklichkeit aber bildet sich die Stange erst nach der endgültigen Differenzierung der beiden Gruppen, so dass die letzteren augenscheinlich kein Produkt der Stangenteilung sein können. Die Brauer'schen Zeichnungen, die sich auf diese Erscheinung beziehen, geben zwar die Wirklichkeit treu wieder, stellen aber eine künstliche und unrichtige Verallgemeinerung und Gegenüberstellung dar.

Zusammenfassung.

Schneider deutet in seinem Werke: „Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere“ die faktischen Brauer'schen Data ganz anders, als es Brauer selbst tut. Er betrachtet nämlich die durch exzentrische Chromatinlagerung gekennzeichnete

Phase als das Sinapsisstadium, während der die typischen Chromosomen miteinander zu doppelten Chromosomen verschmelzen, die paarweise aneinander lagern und noch eine Längsspaltung erfahren, so dass auf solche Weise ein heterotypisches Spirem in Gestalt einer dicken und kurzen, schon oben erwähnten, Stange entsteht. Durch Querspaltung der Stange bilden sich dann (bei der bivalens) zwei Gruppen, deren jede 8 Elementarchromosomen (besser somatische Chromosomen) enthält. Trotz dem aprioristischen Charakter der Schneider'schen Schlussfolgerungen, halte ich doch dieselben für vollständig richtig, ausgenommen das Erscheinen des Spirems in der Form einer Stange. Am Anfang der Wachstumszone finden sich im Kern der Ascaris megalocephala, wie es meine Untersuchungen gezeigt haben, vollständig differenzierte Chromatinfäden, was in der gewöhnlichen Karyokinese das dem Spirem vorausgehende Stadium kennzeichnet. Indessen kommt es bei der Ascaris meg. nicht zur Bildung eines Fadens, denn die vorhandenen einzelnen Fäden lagern sich aneinander und konzentrieren sich auf einer Stelle des Kernes, ganz ähnlich, wie es im Stadium der Synapsis bei anderen Tieren zu geschehen pflegt. Die Synapsis bei der Ascaris zeichnet sich nun durch besondere Beharrlichkeit aus, auch werden in diesem Stadium die Chromosomen gebildet. Dabei entstehen die Enden (resp. Hälften) der künftigen Chromosomen unabhängig voneinander, um später wieder zu verschmelzen; infolgedessen muss jedes Spermatocytenchromosom hier als doppelwertig anerkannt werden. Bei der A. meg. bivalens behalten die Chromosomen lange Zeit die Merkmale der Doppelwertigkeit, die besonders scharf ganz am Anfang der Differenzierung hervortreten, wo in der Mitte der Gruppe nur ein dünner Faden sich befindet, der Yartig auseinanderweichenden und in der Länge gespaltenen Chromosomenenden verbindet.

Nun behauptet wohl A. Brauer, dass in der Wachstumszone eine doppelte Längsfaltung der Chromatinkörnchen resp. Chromatinfäden zustande kommt. Den Hauptbeweis zu Gunsten seiner Anschauung will der Verfasser mit dem Erscheinen der vierfachen Körner während der Chromatinfaltung erbracht haben. Der doppelt in der Länge gespaltene Faden verkürze sich bei der var. univalens zu einem Chromosom, dagegen teile er sich bei der var. bivalens in zwei Chromosomen.

Ich habe schon in meiner Beschreibung auf die Lücken der Brauer'schen Beobachtungen aufmerksam gemacht, die natürlich seine Kompetenz in dieser Frage notwendigerweise beeinträchtigen mussten. Hier sei noch besonders hervorgehoben, dass der doppelt gespaltene Faden, aus dem nach des Verfassers Meinung die Chromatingruppen hervorgehen, doch nur eine sekundäre Bildung darbietet, die sich erst nach der weitvorgeschrittenen Differenzierung der Gruppen herausbildet.

Indem wir annehmen, dass bei der Synapsis die Chromatinfäden paarweise nebeneinander liegen, um sich später in der Längsaxe einmal zu spalten, können wir mit Recht das Erscheinen der vierfachen Körner erwarten. Infolgedessen halte ich es nicht für möglich, den vierfachen Körnern die prinzipielle und ausschlaggebende Bedeutung beizulegen, die denselben von A. Brauer zugeschrieben worden ist.

Ganz unverständlich sind jedoch für mich die Teilung des Kernkörperchens, die nachfolgende Verschmelzung seiner Teilungsprodukte sowie schliesslich das Auftreten der Lininsphäre um die reduzierten Kernkörperchen herum, geblieben [1])

Die Spermatozytenteilungen.

Die Teilungen der Spermatozyten stellen den leichtesten Teil der Spermatogeneseforschung bei der Ascaris megalocephala vor. Dieselben sind denn auch ausführlich und ohne besondere Widersprüche von anderen Autoren behandelt worden; ich darf mich denn wohl auf drei folgende Fragen beschränken und zwar sind es: die Spindelbildung, die Centrosomenstruktur und die Teilung des Centrosoms in den Spermatiden. Die letztere Erscheinung ist bisher noch von Niemand beobachtet worden, die

[1]) Die Veränderungen in der Färbung des Kernkörperchens, die schon vielfach oben erwähnt worden sind, kommen lediglich bei Behandlung mit dem Heidenhain'schen Hämatoxylin zum Vorschein. Bei Färbung mit Hämatoxylin von Boemer oder von Delafield nehmen die Kernkörperchen immer eine schwache blaue Farbe an. Um den Einfluss der verschiedengradigen Entfärbung aufzuheben, habe ich verschiedene Stückchen der Hodenröhre zu einem Bündel zusammengebunden und das Ganze nach Einbettung in Paraffin geschnitten. Durch dieses Verfahren fielen natürlich die von verschiedenen Stellen der Hodenröhre herrührenden Schnitte gleichmässig dick aus und wurden nachher unter vollkommen gleichen Bedingungen der Färbung und Entfärbung unterworfen.

erste Frage nahm das besondere Interesse Brauers in Anspruch, die zweite wieder gab sogar das Thema zu besonderen Arbeiten ab.

Da die mit Sublimatmischungen fixierten Präparate keine klaren Bilder von der achromatischen Substanz geben, so fehlt deswegen in Hertwigs Arbeit die Beschreibung der Spermatozytenspindel bei Ascaris. Nichtsdestoweniger hat der Autor zwischen den auseinandergehenden Chromosomen die Verbindungsfäden bemerkt, die, nach seiner Meinung, aus der Lininmasse herstammen, die die Chromosomen einschliessen. Die Fäden zerreissen dann nach der Teilung, um bald darauf zu verschwinden.

Brauer, der zum Studium der achromatischen Strukturen der Fixierung mit Hermann'scher Flüssigkeit sich bediente, findet, wie schon oben erwähnt worden ist, dass das Centrosom der Spermatozyten bei der Ascaris meg. univalens innerhalb des Kernes liegt. Dasselbe ist von einer Lininsphäre umgeben und teilt sich immer noch im Kern in zwei Centrosomen, zwischen denen die Lininfäden eine primäre Spindel bilden. Während die Centrosomen sich von einander entfernen, verlängert sich der Kern; nachdem aber jene sich den zugespitzten Enden des ausgezogenen Kernes genähert haben, verschwindet die Kernmembran in den bezeichneten Stellen und die Centrosomen laufen dann in das Protoplasma aus. Ebenso verschwindet auch die Primärspindel, an deren Stelle zwischen dem Centrosomen eine neue, endgültige Spindel aus Lininfäden entsteht. Jedes der Centrosomen umgibt sich mit einer von Protoplasmagranulationen freien Zone; die Granulationen ordnen sich radial an, aber ohne in irgend einer Beziehung den kurzen aus dem Centrosom auslaufenden Strahlen zu folgen. Erst nachdem die Centrosomen eine bestimmte Lage im Protoplasma an den entgegengesetzten Kernpolen eingenommen haben, verlässt die Chromatingruppe ihre bisher neben der Kernmembran innegehabte Stellung, um sich in die Äquatorialebene zu begeben. Nach der Annahme des Autors sind die Spindelfäden anfänglich an irgend einer Stelle der Chromatingruppe befestigt, und erst nacher tritt die endgültige Lagerung ein. Ganz anders spielt sich derselbe Prozess bei der Asc. bivalens ab. In den frühesten Stadien der Mitose kann man ein Centrosom ausserhalb des Kernes bemerken, die mit einem Zentralkern versehen ist und kurze Ausläufer in den

dieselbe umgebenden, von Granulationen freien Raum aussendet. Der Kern zeigt an der Stelle, wo das Centrosom liegt, eine schwache Einkerbung. In den späteren Stadien vergrössert sich das Centrosom und teilt sich entzwei, doch hat Brauer die einzelnen Teilungsstadien nicht beobachtet. Die Primärspindel, die beide Centrosomen untereinander verbindet, verschwindet in dem Maße, als die letzteren mehr und mehr auseinandergehen, worauf die neue Spindel sich teils aus den Lininfäden im Kern selbst, teils aus dem das Centrosom umgebenden Protoplasma bildet. Während die Centrosomen die entgegengesetzten Kernpole erreichen und der Kern noch seine Membran nicht verloren hat, lagern sich die Lininfäden innerhalb der letzteren in genau derselben Richtung, in der auch die Fäden der endgültig sich bildenden Spindel sich legen. Nach Auflösung der Membran vereinigen sich jene wie diese Fadensysteme, die Chromatingruppen nehmen in der Äquatorialebene eine Stellung ein, worauf an den Seiten der Stäbchen, die dem Centrosom zugewandt sind, Zacken entstehen, an denen die Spindelfäden befestigt sind. Es ist wahrscheinlich, dass das Hervortreten der ersteren durch die Wirkung der letzteren bedingt ist. Bei der Beobachtung der Stäbchen von ihren Enden aus sieht man die Zacken sich einander decken und zu einem oder zwei grossen Zacken verschmelzen. Nach den Beobachtungen Brauers sind die Tochterplatten untereinander durch zahlreiche Fäden verbunden, also nicht nur durch 4, wie es O. Hertwig angibt. Zwischen der ersten und zweiten Spermatozytenteilung beobachtete der Autor eine partielle Wiederherstellung der Membran, sowie des hellen Raumes um das Chromatin herum.

Um wenigstens Andeutungen über das Vorhandensein eines Centrosoms im Kern zu finden, widmete ich meine besondere Aufmerksamkeit den Spermatozytenteilungen bei der var. univalens. Nach Vergleich verschiedener Flüssigkeiten stellte sich die Lenhossek'sche Mischung als ein für diese Stadien zuverlässigeres Fixiermittel, als die Flüssigkeit von Hermann heraus, denn die letztere ruft sehr leicht eine Kernschrumpfung während des Auftretens der Centrosomen hervor und verhindert eine scharfe und klare Chromatinfärbung. Das Chromatin ist nun aber hier gerade sehr lehrreich, weil dasselbe bei der Spindelbildung merkwürdige Veränderungen erleidet.

Die Centrosomen treten immer in der Zahl von zwei auf und zwar im Protoplasma an einem Kernpole und so, dass sie nebeneinander zu liegen kommen. Ihre Gestalt entspricht der Beschreibung O. Hertwigs. Indem sie sich nun in der Richtung zu den entgegengesetzten Kernpolen bewegen (Fig. 40), bildet jede Sphäre einen flachen Kegel, der mit seiner konkaven Basis dicht der Kernmembran anliegt und an der Spitze ein intensiv sich färbendes Centrosom einschliesst.

An ihren Stellen angelangt, wandeln sich die Centrosomen in sphärische Körper um. Um dieselben herum lagern sich dann konzentrisch und radial die Granulationen, die (teilweise) Stäbchen in sich bergen. Ausser den Stäbchen, die, wie geschildert, den Granulationen angehören, kann man auch längliche, keilförmige Stäbchen (Fig. 41) beobachten, die meistenteils die Granulationsstäbchen weit an Grösse überragen und die auch die Hämatoxylinfärbung länger festhalten als jene. Doch bleiben die keilförmigen Stäbchen sehr kurz bestehen, um in dem Moment zu verschwinden, wo der Kern an Umfang abzunehmen beginnt. Die Centrosomen aber halten noch immer die frühere Entfernung von der Kernmembran inne, so dass bei der Umfangabnahme des Kernes auch der Abstand derselben sich verkürzt. Die Chromatingruppe, die ein aus vier Parallelstäbchen bestehendes Bündel darstellt, rückt nun, nachdem sie ihre, bis zu diesem Moment innegehabte, exzentrische Lage aufgegeben hat, in die Äquatorialebene ein. Die Kernmembran bewahrt zu dieser Zeit ihre Kontinuierlichkeit.

Späterhin verkürzt sich jedes Stäbchen der Gruppe zu einem kugeligen, oder kubischen Körnchen, aus dessen Leibe zwei Zacken, die nicht selten an den Spitzen verdickt sind, in der Richtung zum entsprechenden Centrosom herauswachsen (Fig. 42).

Nachdem der Kern einen minimalen Umfang eingenommen hat, ziehen sich die Chromosomen in der Richtung zu den Polen aus, wobei die Zacken von innen die Kernmembran an der Stelle berühren (Fig. 43), wo von aussen sich gegen dieselbe die Sphärenstrahlen stützen. Es ist nun natürlich, dass nach der Auflösung der Kernmembran die Sphärenstrahlen in unmittelbarer Verbindung mit den Chromatinzacken stehen, deren Basen dabei (Fig. 44) beträchtlich in die Länge wachsen. Die Lininfäden spielen bei der Spindelbildung keine selbständige Rolle und stellen eigentlich

nur Bahnen dar, in die das Herauswachsen der Chromatinzacken geleitet wird. Letztere werden im Moment, wo die Tochterplatten auseinanderzugehen anfangen (Fig. 45), reduziert.

Die Tochterplatten sind untereinander durch zwei in der Mitte verdickte Chromatinfäden verbunden, die beide mitsamt den Verdickungen noch vor Beginn der Zellkörperteilung verschwinden, nur in seltenen Fällen bleiben sie jedoch für eine bestimmte Zeit in der Form eines Zwischenkörperchens weiter bestehen (Fig. 46).

Bei der var. bivalens verkürzt sich jedes Chromatinstäbchen der Gruppe zu einem kubischen Kernchen, was schon O. Hertwig beschrieben hat; deshalb kann ich es durchaus nicht begreifen, wie es kommt, dass Brauer im Stadium der Äqatorialplatte nicht Körner, sondern vielzackige Stäbchen, die untereinander vielfach durch Zwischenfäden verbunden sind, sieht. Bei ganz normalem Verlaufe der Spermatogenese bilden die kubischen Körner je zwei Zacken ebenso wie bei der var. univalens, noch vor der Auflösung der Kernmembran. Doch erreichen hier die Zacken nicht denselben Umfang, wie es bei der var. univalens der Fall ist, und auch die Befestigung der Chromosomen an den Spindelfäden kommt etwas anders zustande, nämlich noch dadurch, dass beide Gruppen sich in einem Winkel zur Äquatorialplatte lagern (Fig. 100). Infolgedessen bleibt nach Auflösung der Membran jede Gruppe mit den Fäden des derselben nächstgelegenen Centrosoms verbunden. Späterhin, wenn beide Gruppen sich in der Äquatorialfläche finden, erreichen die Zacken ihre Maximalgrösse, in welchem Stadium sie schon von O. Hertwig beobachtet und beschrieben worden sind. Bemerkt sei, dass sich schon bei Brauer der Hinweis auf die schiefe Lagerung der Gruppen vorfindet, jedoch ohne Erklärung dieser Erscheinung.

Ebenso wie bei der Biegung und Verkürzung in den früheren Stadien, weisen auch während der Zackenbildung die Chromosomenpaare individuelle Besonderheiten auf. Zwischen den auseinanderweichenden Tochterplatten verlaufen vier Fäden, die sehr selten ebenso intensiv sich mit Hämatoxylin färben, wie bei univalens und die nur in Ausnahmefällen mit Verdickungen in der Mitte versehen sind. Manchmal verbleiben diese Fäden bis zur zweiten Teilung der Spermatozyten, wie aus der Zeichnung 130 zu ersehen ist, an der noch folgende Eigentümlichkeit

auffällig erscheint. Man findet nämlich in der linken der sich teilenden Zellen, anstatt vier Chromatinstäbchen der Spermatozyten zweiter Ordnung, fünf solche Stäbchen. Nun könnte man meinen, dass dies das Messer verschuldet hat, jedoch ist dieser Verdacht ungerechtfertigt, da in unserem Falle selbst die zarte Struktur der Zwischenfäden aufrecht erhalten bleibt. Augenscheinlich hat sich also eine der Chromosomen in zwei Hälften quer geteilt, was sehr wahrscheinlich wird, wenn man die Bildung der Chromosomen in Betracht zieht.

Ehe ich zur Schilderung der Besonderheiten der zweiten Spermatozytenteilung übergehe, halte ich es für nötig, mit einigen Worten auf die Frage der Centrosomstruktur einzugehen, die das Thema zu speziellen Arbeiten geliefert hat. wie es z. B. die von Fürst (6) eine ist und die auch vielfach zur Erörterung in vielen anderen Arbeiten herangezogen worden ist.

Folgendermaßen beschreiben van Beneden und Julin das erste Auftreten der Centrosomen in den Spermatozyten der Ascaris megalocephala: „Bien avant que la membrane nucléaire ait perdu de sa netteté, l'on voit apparaître en deux points opposés du noyau, au contact immédiat du noyau, mais en dehors de la membrane nucléaire deux espaces hémisphériques claires, au centre de chacun desquels apparaît une petite masse nettement colorée en rosé.“ Die Struktur der Spermatozytencentrosomen hält van Beneden für identisch mit der Struktur derselben in den Eiern der Ascaris megalocephala, worüber er an anderer Stelle eine ausführliche Beschreibung folgen lässt (8); nach dieser Beschreibung besteht das Centrosoma aus einer Sphäre und einem Zentralkörperchen; die Sphäre teilt sich wieder ihrerseits in eine Cortical- und Medullarzone, die Sphärenstrahlen reichen bis zum Zentralkörperchen heran.

Eine andere Darstellung des Centrosomas in den Spermatocyten und Eiern der Ascaris gibt Boveri, denn derselbe unterscheidet im zentralen oder polaren Körperchen noch eine weitere Struktur und zwar: ein kleines Zentralkörnchen — das Centriol und einen dasselbe umgebenden Raum — das Centrosom.

Inbezug auf die Eier der Ascaris sei hervorgehoben, dass K. Kostanecki und M. Siedlecki den Namen Centrosomen nur für die Centriolen gelten lassen wollen; auch leugnen sie die homogene Beschaffenheit des Centrosoms von Boveri, die si

vielmehr für die Medullarzone der Sphäre halten und behaupten, dass die Strahlen der letzteren bis zum Centriol reichen (9). O. Hertwigs Beschreibung entspricht der Lehre van Benedens; der Autor unterscheidet denn auch ein Zentralkörperchen, das von einer Sternsphäre umgeben ist, um die herum eine von Granulationen freie Protoplasmazone gelegen ist.

Brauer wiederholt die Boveri'schen Angaben: er findet nämlich ein Centriol wie auch ein homogenes Centrosom, das unmittelbar von einer von Granulationen freien Protoplasmazone umgeben ist; von der Centrosomenoberfläche gehen angeblich kurze Strahlen aus, die nicht über die Grenzen der letzteren Zone hinausgreifen.

Im wesentlichen sind die Zeichnungen Brauers und Hertwigs einander ähnlich. Sowohl der eine, wie der andere bilden ein intensiv färbbares Zentralkörnchen nebst einer schwächer gefärbten Zone ab. O. Hertwig hält die erstere für ein Zentralkörperchen, die letztere aber — für eine Attraktionssphäre im Sinne van Benedens. Brauer dagegen sieht in der ersteren ein Centriol, in der zweiten hinwieder ein Centrosom im Sinne von Boveri. Fürst, der die Centrosomen der Ascarisspermatozyten speziell studierte, schliesst sich ganz den Anschauungen Brauers an.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass Boveri, der die angeführten Meinungen nun wiederum seinerseits der Kritik unterzogen hat, auf seiner Deutung besteht und die Richtigkeit sowie die Triftigkeit seiner Gründe zu verteidigen bemüht ist (10).

Demgegenüber macht er darauf aufmerksam, dass, wenn man die mit Heidenhains Hämatoxylin gefärbten Präparate mit Eisenalaun behandelt, man dadurch die Farbe nur konzentrisch auszieht und zwar von den Rändern des Schnittes ab zum Zentrum desselben hin; infolgedessen kann jedes kuglige Gebilde bis auf das Zentralstück entfärbt werden, was eben von Kostanecki und Siedlecki gemacht worden ist. In manchen Fällen aber wäscht sich die Färbung mit einmal aus dem ganzen Centrosom (Boveri) aus; das letztere, sowie das Centriol bleiben zwar gefärbt, doch das Centrosom viel schwächer als das Centriol. Solches Präparat hatte eben Boveri auf den Händen und auf Grund desselben baute er seine Ansichten über das Centrosom und das Centriol auf.

Hingegen habe ich in meinen Präparaten fast ausschliesslich konzentrische Abfärbung der Spermatozytencentrosomen beobachten können. Schon bei schwacher Abfärbung tritt die äussere, helle Zone der Attraktionssphäre von kurzen, von derselben ausgehenden Strahlen durchkreuzt, hervor. Nun kann man zwar durch weitere Färbung ein Zentralkörnchen von beliebiger Grösse herausbekommen, doch bleibt dessen Oberfläche stets zackig. Ist aber, wie Boveri glaubt, das Centriol von einem homogenen Centrosom umgeben, so müsste der Rand des sich abfärbenden Zentralkörnchens, namentlich, wenn die Abfärbung das Centrosom erreicht hat, vollständig glatt sein. In Wirklichkeit aber gibt es in den Spermatozyten der Ascaris kein ähnlich homogenes Centrosom, sondern es reichen die Sphärenstrahlen bis zum Centriol heran, wodurch die ganze Radialstreifung der das Centriol unmittelbar umgebenden Zone bewirkt wird.

Aus diesen Gründen halte ich den Begriff vom Centrosom, wie er von van Beneden und O. Hertwig geschaffen worden ist, für den den gewöhnlichen Bedingungen gerechter werdenden. Nach meiner Meinung, haben wir, ausgenommen den Fall, wo das Zentralkörnchen bei der Abfärbung eine minimale Grösse annimmt, im Zentralkörnchen ein Centriol, sowie den Medullarteil der Sphäre. Der übrige Teil der Sphäre bleibt in der Gestalt einer dünngestreiften, zum Unterschied von der hellen peripherischen Schicht, mit Bordeaux färbbaren Zone bestehen. Nur für derartig zusammengesetzte Zentralkörnchen behalte ich die Benennung Centrosom bei, denn in Wirklichkeit hat man es immer mit einem solchen zu tun und will man dasselbe bis zur Grösse eines Centriols entfärben, so muss die Färbung der protoplasmatischen Einschlüsse sowie der Chromosomen preisgegeben werden.

Dasselbe bringt auch Brauer in seinen Zeichnungen zum Abdruck, aber er bemerkt die radiale Streifung der das Zentralkörnchen unmittelbar umgebenden Zone nicht und ist bestrebt seine Bilder im Sinne Boveris zu deuten. Allerdings befanden sich in Brauers Händen viel in technischer Hinsicht vollkommenere Präparate, als die, welche O. Hertwig hatte. Beispielsweise bekam ich solch unregelmässige Sternsphären mit einer geringen Anzahl von Strahlen, wie sie O. Hertwig zeichnet, lediglich in den Fällen, wo das Protoplasma durch Einwirkung

von Reagentien geschrumpft war. Indessen schon der Umfang der von Brauer gezeichneten Bildungen selbst zu gross erscheint im Vergleich zum Centriol sowie zum Centrosom Boveris, was übrigens schon von anderen Autoren betont worden ist. Ausnahmsweise habe ich wohl ab und zu wirklich Individuen gefunden, bei denen im Zentrum der Sphäre ein homogenes Centrosom lag; bei weiterer, sehr lange dauernder Abfärbung verliert das bezeichnete Centrosom ihre Färbung nicht konzentrisch von der Peripherie ab, sondern umgekehrt, es wird nämlich im Zentrum heller, indem es von Bordeaux eine Rosafarbe annimmt. Dabei geht das Centriol infolge langer Abfärbung verloren, während das Centrosom die Gestalt eines hohlen sphärischen Körperchens (Fig. 129) annimmt, in dem von irgend einer Streifung nichts zu merken ist. Die Wand des Körperchens bleibt in genügender Weise mit Hämatoxylin intensiv gefärbt. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass ähnliche Centrosomen bei anderer Art Fixierung eine hellere Mitte nicht aufweisen und jene Bilder liefern, die Boveri zum Ausgangspunkt für seine Betrachtungen dienten. Aber eine andere Frage ist es, inwiefern ähnlichen Erscheinungen prinzipielle Bedeutung beigemessen werden kann. In meinem Falle war die Anormalität der hohlen Centrosomen von abnormer Struktur der Chromatingruppen begleitet. Letztere stellten zwei kompakte Chromatinklümpchen dar, in denen die einzelnen dieselben zusammensetzenden Chromosomen schwer wahrnehmbar waren. Ähnlich wie das Centrosom färbte sich auch das Zentrum des Klümpchens mit Bordeaux und nur die Peripherie war es, die schwarz blieb. Die protoplasmatischen Granulationen waren im grössten Teile der Spermatozyten erster Ordnung vollständig normal, in manchen dagegen, behielten dieselben eine sphärische Form und hatten keine Stäbchen in sich, blieben also auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe zurück. Die Mikrosomen verschmolzen in der peripherischen Protoplasmaschicht zu grösseren Körnern. In solchen Zellen war das hohle Centrosom noch ein wenig grösser, als in den soeben beschriebenen; die Sphäre selbst fehlte ganz und gar; kurze, dicke und intensiv gefärbte Strahlen gingen von der Centrosomfläche aus, sowie Spindelfäden, die in solchen Zellen, trotz der Fixierung mittelst Lenhossek'scher Mischung doch mit besonderer Schärfe hervortraten.

Die Schwankungen, in denen sich die Grösse der Centrosomen bewegt, und die eingehend von Fürst beschrieben worden sind (6), beziehen sich eigentlich auf die Sphäre, indessen verkleinert sich auch entsprechend das zusammen mit dem Centriol färbbare Stück der Sphäre, welches von mir mit dem Namen Centrosom benannt wird. Nach dem Auseinanderweichen der Chromosomen im Zentrum der Sphäre bemerkt man ein äusserst geringes Körnchen. In dieser Hinsicht bieten ein besonderes Interesse die vorhin schon von mir erwähnten hohlen Centrosomen die die maximale Grösse an den Enden der Spindel erster Teilung erreichen, um dann allmählich an Umfang abzunehmen. Am Ende der zweiten Teilung stellen sie auch ein kleines Körnchen dar, in dem von einer Höhle nichts mehr zu merken ist und welches, wie es seine spätere Teilung beweist, nichts anderes ist, als ein Centriol, dem der Medullarteil der Sphäre abhanden gekommen ist.

Die Teilung des Centriols in den Spermatiden der Ascaris megalocephala ist bisher nicht beschrieben worden und, meines Erachtens, liegt es daran, dass im gegebenen Falle ein Centriol sich ohne Beteiligung der Sphäre teilt; es ist daher wohl begreiflich, dass die Teilung eines so winzigen Körperchens, wie es das Centriol ist, leicht der Aufmerksamkeit der Beobachter entgehen konnte.

Am Ende der zweiten Spermatocytenteilung ändert die Sphäre ihre Gestalt überhaupt. An Stelle des granulationsfreien Protoplasmas zeigt sich eine Zone kleiner, roter Mikrosomen, während der zentrale oder medullare Teil der Sphäre, wie schon oben hingewiesen worden, sich mit Hämatoxylin zu färben aufhört und selbst Bordeaux erwirkt die Färbung nicht; die ganze Sphäre bleibt vollständig homogen, wobei ihre Strahlen verschwinden. Das gefärbt gebliebene Centriol streckt sich dann in die Länge aus und teilt sich in zwei Hälften, deren jede eine regelmässige sphärische Form, ohne jede Zacken an der Peripherie, annimmt (Fig. 47, 48).

Das einzige Chromatinstäbchen, das die Spermatide der der Ascaris meg. var. univalens erhält, zieht sich in den Raum der früheren Sphäre zurück und nimmt daselbst die Stelle ein, die früher das Centriol inne hatte. Da aber der bezeichnete Raum sich dabei mit Mikrosomen der äusseren Zone, die noch dazu die Hämatoxylinfärbbarkeit gewinnen, ausfüllt, so ist es

unmöglich, das Schicksal der Centriolen zu verfolgen. In dieser Hinsicht haben sich viel günstiger die Spermatiden der Asc. meg. bivalens erwiesen, in denen die Centriolen auseinander wandern, wobei eines derselben in der Nähe des Kerns bleibt, das zweite dagegen zur Zellperipherie sich begibt (Fig. 101, 102, 103).

Die Bildung der Spermatozoiden.

Die einzelnen Phasen der Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoiden sind von Munk (11) beschrieben worden, der sich nicht mit der Untersuchung des Hodenröhreninhalts begnügte, sondern auch das Schicksal der Spermatozoiden im Uterus des Weibchens selbst, wo die eigentliche Entwicklung derselben bei Ascaris vor sich geht, verfolgte. Er beobachtete, dass vier Spermatiden, die nach der Teilung einer Spermatogonie entstehen, für eine bestimmte Zeit zusammengeklebt bleiben, wobei jede derselben eine besondere klebrige Substanz sezerniert, die sich im Zentrum der Vierspermatidengruppe anhäuft, woselbst sie vier Kegel, die kreuzförmig angeordnet und miteinander an den Spitzen verbunden sind, bilden. Die Basen der Kegel stehen in Verbindung mit den entsprechenden Spermatiden, späterhin aber fallen die Spermatiden von der klebrigen Substanz ab, die schliesslich auch verschwindet.

Nach Beobachtungen van Benedens und Julins (1) ist die die vier Spermatiden verbindende Substanz anfänglich durchweg homogen und zeigt keine Affinität zur Färbung. In den Spermatiden dagegen können noch die Spuren der die Kerne bei der Teilung verbindenden Fäden unterschieden werden, wobei besonders durchsichtig der von den Fäden umgrenzte Sektor des Zellkörpers erscheint. Dem bezeichneten Sektor entsprechend zeigt sich auf der Oberfläche der Zelle ein Streifen, der sich intensiv mit Karmin färbt, doch nicht scharf vom übrigen Protoplasma absticht: „c'est la substance interfibrillaire qui est repellée à l'extérieur." Dieser Streifen nimmt rasch an Dicke zu, um sich in eine flache Scheibe umzuwandeln. Vier Scheiben untereinander verbunden bilden im Zentrum der aus den vier Spermatiden bestehenden Gruppe ein Cytophor. Im canalis deferens entbinden sich die Spermatiden von den Cytophoren, die von den Epithelzellen aufgenommen werden.

Die Spermatiden behalten eine annähernd kuglige Form, während die dieselben ausfüllenden Granulationen an Umfang zunehmen. Der Kern selbst wird von einer hellen Zone umgeben, nach der eine feinkörnige Protoplasmaschicht folgt, die durch die Granulationen von der Zelloberfläche getrennt ist; nur an der Stelle, wo der kuglige Körper der Spermatide ein wenig abgeplattet ist, fehlen die Granulationen ganz, so dass das körnige Protoplasma an die Zelloberfläche stösst. Dieselbe Struktur besitzen auch die Spermatiden in der vesicula seminalis.

In seiner anderen Arbeit unterscheidet van Beneden (8) im Uterus der Ascaris vier Arten von Spermatozoiden: type sphéroidal, type pyriforme, type campanuliforme, type conoïde. Zwischen diesen Typen gibt es wohl Übergangsformen und die Typen selbst bilden freilich nur einzelne Stadien der Spermatozoidenentwicklung. Spermatiden (oder Spermatozoiden nach der Terminologie des Autors) mit Granulationen hat van Beneden niemals beim Weibchen gefunden, doch hält er es für durchaus wahrscheinlich, dass die in den Uterus geratenen Spermatiden ihre Granulationen verlieren; sie gestalten sich dann zu Spermatozoiden type sphéroidal, um nacheinander die type pyriforme, campanuliforme und conoïde durchzumachen. Die vollständig entwickelten Spermatozoiden (type conoïde) zeichnen sich durch einen länglichen Körper aus, an dessen einem erweiterten Ende ein Käppchen sitzt: calotte hemisphérique. Im Mittelstück des Körpers lagert ein kleiner, regelmässig kugliger Kern, während im übrigen Raume — papille caudale — ein stark lichtbrechender Kegel zu liegen kommt, der sich nach der Ansicht van Benedens auf Kosten des Protoplasmas der papille caudale entwickelt und nichts mit den Granulationen zu tun hat, was seiner Zeit schon von Nussbaum ausgesprochen wurde (2).

O. Hertwig (3), der das Schicksal der Spermatiden in der Hodenröhre auch verfolgte, fand, dass der Kern anfänglich gezackte Ränder hat und nur allmählich sich zur regelmässigen Kugelform abschleift; im übrigen konnte er die Beschreibungen van Benedens bestätigen. Des ferneren hat R. v. Erlanger den Versuch unternommen, in der endgültigen Spermatozoidenentwicklung der Ascaris die gemeinsamen Züge der Spermatozoidenentwicklung bei anderen Tieren zu entdecken; nach seiner Meinung nun ent-

steht das Cytophor aus den extracellulären Resten der Spindel oder der die Tochterplatten nach deren Auseinanderweichen verbindenden Fäden. Der im Spermatozoidschwanze befindliche glänzende Kegel muss, auf Grund theoretischer Betrachtungen, notwendigerweise als ein echter Nebenkern, d. h. als Spindelrest der letzten Teilung angesehen werden. Zwischen dem Nebenkern einerseits und dem Kern selbst ist eine dunkle Querlinie sichtlich, in deren Mitte ein noch grösseres schwarzes Körnchen — das Centrosom — wahrzunehmen ist.

Meine eigenen Beobachtungen betreffend die Entwicklung der Spermatozoiden beziehen sich hauptsächlich auf die var. univalens; die Ergebnisse werden im folgendem dargelegt werden.

Nach Abschluss der zweiten Teilung der Spermatozyten behalten die Spermatiden ihre regelmässige Kugelform; der Kern nimmt die Mitte der Sphäre ein und ist von einer Zone körnigen Protoplasmas, das der Grösse und der Lage nach der früheren Attraktionssphäre entspricht, umgeben; die Granulationen sind konzentrisch und radial angeordnet. Die vier Spermatozyten liegen nebeneinander mit ihren Flächen. In vivo kann zwischen denselben eine homogene, durchsichtige und klebende Substanz, die an den Präparaten sich von dem Absatz der die Hodenröhre füllenden Flüssigkeit nicht unterscheidet, beobachtet werden. Spindelüberresten begegnet man nur ausnahmsweise; ausserzellige Spindelreste fehlen ganz und gar. Ebensowenig habe ich in den Präparaten den von van Beneden und Julin erwähnten durchsichtigeren Sektor gefunden.

Das zur Bildung des Cytophors dienende Sekret tritt in Gestalt eines sichelartigen Streifens an der Oberfläche der Zelle auf und besteht aus einer homogenen, mit Hämatoxylin dunkelgelb sich färbenden Masse. Die dickste Stelle des Streifens entspricht dem Berührungsort von zwei benachbarten Spermatiden oder aber, was noch häufiger, es ist dieselbe gegen das Zentrum der Gruppe gerichtet. Die letztere Lagerung, sowie der Umstand, dass der Streifen auf einmal in der ganzen Länge, die weit den Querschnitt der Kernspindel übertrifft, zutage tritt, deutet allerdings keineswegs darauf hin, dass das Cytophor aus den vermeintlichen Spindelüberresten entstanden wäre. Viel an- und der Wirklichkeit entsprechender ist die Annahme van Benedens, der zufolge das Cytophor eine Art von Sekret ausscheide und

aus der interfibrillären Protoplasmasubstanz herstamme. Diese Annahme gewinnt für mich umsomehr Wahrscheinlichkeit, als meine Beobachtungen ergaben, dass während der erwähnten Sekretion die Spermatiden Veränderungen in der äusseren Form eingehen: es streckt sich nämlich der mit Sekret bedeckter Sektor in einen breiten Zacken aus oder gar umgekehrt: es stülpt sich der genannte Teil ein, so dass die Spermatide im Querschnitt nierenförmig wird (Fig. 49, 50). Endlich kann man im Sekretstreifen ganz deutlich die von den anliegenden Granulationen bewirkten Einkerbungen erkennen. All dieses berechtigt uns zur Annahme, dass die Cytophorsubstanz ein Produkt der Sekretion und der Veränderung der peripherischen Protoplasmaschicht sei, in der zu gleicher Zeit mit besonderer Klarheit die radiale und konzentrische Lagerung der Granulationen in die Erscheinung tritt (Fig. 51).

Die körnige Protoplasmazone sendet der Richtung der Granulationen und der äusseren Form der Spermatide entsprechende Fortsätze aus (Fig. 51). Dasselbe Bild widerholt sich beim Kern, dessen Zentralteil sich mit Hämatoxylin weniger intensive färbt, als die Peripherie. Auf solche Weise wirkt der Sekretionsvorgang auf alle Bestandteile des Spermatidenkörpers ein.

Nachdem die Cytophorsubstanz einen dichteren Bau angenommen und zu einem die besondere Cytophorscheibe darstellenden Tropfen sich zusammengezogen hat, nimmt die Spermatide eine mehr oder weniger richtige Kugelform aufs neue an. Hingegen bleibt die radiale Lagerung der Granulationen sowie die Sternform des Kerns noch so lange bestehen, als die Spermatide an dem Cytophor haften bleibt; nach der Trennung des Cytophors aber treten Umwandlungen der Granulationen ein, wobei sechs nacheinanderfolgende Stadien unterschieden werden können.

1. Die Granulationen werden kugelig; die in denselben befindlichen Stäbchen bleiben sowohl, wie ihre strahlige Lagerung bestehen, dagegen verschwindet die Erscheinung der konzentrischen Kreise. Der Kern bleibt zackig und um denselben herum beginnt eine kleine helle Zone sichtlich zu werden. An der Peripherie der Zelle treten in verschiedener Menge breite, halbrunde Fortsätze auf, die mit Bordeaux sich intensiv färben und keine weitere Struktur aufweisen (Fig. 52).

2. Die Stäbchen werden weniger kenntlich, das Protoplasma zieht ihre Fortsätze ein, während der Kern eine kugelige oder ellipsoide Form annimmt; die denselben umzingelnde helle Zone nimmt an Umfang zu (Fig. 53).
3. Die Granulationen nehmen die Hämatoxylinfärbung sehr schwach auf, die Stäbchen verschwinden. Das um den Kern herum gelagerte körnige Protoplasma sendet Fortsätze aus, die weit zwischen die Granulationen eindringen. An der Zellperipherie treten dünne sichelförmige Streifen ans Tageslicht, ebenso scharf vom Zellkörper getrennt und ebenso intensiv mit Bordeaux färbbar, wie die breiten Fortsätze des ersten Stadiums (Fig. 54).
4. Die Granulationen gewinnen wiederum ihre immer mehr und mehr wachsende Hämatoxylinfärbbarkeit; einzelne derselben beginnen an Umfang zuzunehmen; dasselbe Bild wiederholt sich bei den Körnern des Zentralprotoplasmas. Die peripherischen Streifen des vorhergegangenen Stadiums verschmelzen und verdicken sich und bilden somit die Kopfanlage des Spermatozoids, die calotte hémisphérique van Benedens. Doch ausser dem einen dicken Streifchen bewahren sich noch dünnere auf der übrigen Zellfläche (Fig. 55).
5. Alle Granulationen nehmen an Umfang zu, dagegen an Zahl ab, was auf Verschmelzung hindeutet. Ferner zeigen sich sogar zwischen den peripherischen Granulationen mit Hämatoxylin sich intensiv färbende Körner, die solchen des Zentralprotoplasmas ähnlich sind (Fig. 56). Die Kopfanlage des Spermatozoids tritt mit noch grösserer Schärfe zutage (Fig. 57).
6. Die den Maximalumfang erreichende Granulationen färben sich äusserst intensiv mit Hämatoxylin und bilden eine Schicht an der Fläche der Spermatide, deren ganzer Zentralraum, mit Ausnahme der um den Kern gelegenen hellen Zone, mit körnigem Protoplasma ausgefüllt ist. Die Kopfanlage hebt sich in der Gestalt eines breiten Fortsatzes ab, in welchem schwarze unregelmässige Klümpchen, die leichter als das Chromatin entfärbbar sind, auftreten (Fig. 58, 59, 60).

Dabei bleibt der Zentralteil des Kerns während der geschilderten Stadien immer weniger mit Hämatoxylin gefärbt, als die Peripherie desselben. In den Spermatiden eines Spulwurmes, der mit einer Mischung von gleichen Teilen von Sublimatlösung und konzentrierter Essigsäure fixiert wurde, fanden sich sogar Kerne, die kleine helle Vakuolen einschlossen.

Die zur Übertragung in den Uterus fertigen Spermatiden zeichnen sich durch ihre birnförmige Körpergestalt, deren verschmälertes Ende den Kopf und namentlich die calotte hémispérique abgibt, aus. Der Kern lagert meistenteils an der Grenze zwischen dem Kopf und dem übrigen Körper. Die gröberen Granulationen sind miteinander, in der peripherischen Protoplasmaschicht gelagert, durch Überbrückungen von ebensolcher Substanz verbunden und verschmelzen nicht selten zu breiten und flachen Schildchen. Dieser Granulationenpanzer hat eine breite Öffnung, mittelst deren das Kopfprotoplasma mit dem körnigen Zentralprotoplasma kommuniziert. Im Kopfe selbst kommen chromatoide Klümpchen von verschiedensten Formen in Sicht (Fig. 61).

Ähnlich wie van Beneden und Julin habe auch ich niemals im Uterus der Ascaris Spermatiden mit einer soeben geschilderten Struktur zu Gesichte bekommen.

In demjenigen Uterusteile der Ascaris megalocephala univalens, in welchem die Eierbefruchtung sich vollzieht, weist das Wandungsepithel keine Furchen, wie sie R. v. Erlanger beschreibt, auf. Nach meinen Beobachtungen besteht nämlich dieses Epithel aus platten rhombischen ein oder zwei Kerne enthaltenden Zellen. Von der Innenfläche jeder Zelle ragt in die Höhe des Uterus ein langer Fortsatz, dessen Spitze mehr oder weniger erweitert ist, hinein (Fig. 63). Derartige Zellen stellen ebensolche Nahrungsmittel für die Spermatozoiden dar, wie etwa die Sertoli'schen Zellen in den Hoden der Säugetiere. Der Zellfortsatz ist dicht mit Spermatozoiden, grösstenteils von type pyriforme besetzt[1]), wobei jedes Spermatozoid an die Fläche des Zellfortsatzes sich mit dem Kopf anschmiegt, in

[1]) Ganz ähnliche „keulenförmige Zotten" hat Leuckart im Eileiter vom menschlichen Spulwurm gefunden. Die menschlichen Parasiten, zweiter Band, p. 202, 1878.

welchem chromatische Klümpchen, die sich öfters in feinere Körner auflösen, kenntlich sind.

Die Form der Spermatozoiden hängt hauptsächlich von ihrem gegenseitigen Druck ab, aber in den meisten Fällen (Fig. 64, 65) ist das Mittelstück doch der breiteste und klar sich vom schmaleren Schwanzfortsatze abhebende Teil des Körpers. Das Mittelstück ist vom Kern in Anspruch genommen, dessen ihn umgebende helle Zone jetzt wenig bemerkbar wird, sowie vom körnigen Protoplasma, das sich bis in den Schwanz hinein fortsetzt (Fig. 64). Der Kopf bleibt immer von den groben Mikrosomen des körnigen Protoplasmas frei.

Alsdann tritt ein glänzender Kegelkörper, ein Merkmal vollständig gereifter Spermatozoiden, in Gestalt eines kugelrunden Körnchens hinter dem Kern auf (Fig. 66). Das Körnchen reckt sich sodann in die Länge aus, dagegen erweitert es sich am vorderen Ende und bildet somit ein Dreieck (Fig. 67). Bei weiterem Wachstum nimmt die Hämatoxylinfärbbarkeit desselben ab, die Winkel erleiden eine Abrundung (Fig. 68, 69, 70, 71). Das ursprüngliche Körnchen erscheint stets im körnigen Protoplasma, später verdrängt der glänzende Kegel, indem er sich auswächst, die ihn umgebenden Mikrosomen nach der Peripherie des Schwanzfortsatzes zu. Indem sich nun die Protoplasmamikrosomen zwischen der Schwanzfläche und dem Kegel lagern, machen sie jene Schicht aus, in der R. von Erlanger eine Alveolarstruktur findet.

Der glänzende Kegel erreicht seine Maximalgrösse oft erst nachdem das Spermatozoid sich von der Nährzelle getrennt hat, was schliesslich mit allen Spermatozoiden geschieht. Der ursprünglich unregelmässige Kopf (Fig. 74) des reifen Spermatozoons rundet sich alsdann ab, während die chromatoiden Klümpchen verschwinden. In der Mitte der Kopfbasis lagert ein Kern (Fig. 75, 76), von körnigem Protoplasma umgeben; das letztere bildet K. Schneider (7) in seinem Buche ab und erwähnt in demselben „Körnchen von unbestimmter Bedeutung". Zu bemerken ist noch, dass die Kopf und Kegelgrösse bei verschiedenen Spermatozoen variieren und dass nicht selten anstatt einer regelmässigen Kegelform Bildungen vorkommen, die Fig. 71, 72, 73 zum Ausdruck bringt.

Einen ähnlichen Entwicklungszyklus gehen auch die Spermatozoiden der Ascaris megalocephala bivalens ein, Abweichungen kommen nur in einzelnen Stadien vor. Während die Cytophorbildung ist die strahlige Lagerung der protoplasmatischen Stäbchen bei der var. bivalens noch schärfer ausgesprochen, als bei der var. univalens und auch die Stäbchen selbst erreichen eine grössere Länge sogar im Vergleich zu früheren Stadien bei der var. bivalens (Fig. 104). Die Spermatiden der letzten Abschnitte des ductus deferens und der vesicula seminalis besitzen denselben Panzer, als die var. univalens, hingegen kommen die zu breiten Schildchen verschmolzenen Granulationen bei der var. bivalens seltener vor (Fig. 105, 106, 107, 108). Fügt man noch zu dem vorhergesagten den grösseren Umfang der Kerne hinzu, so sind damit alle wesentlichen Besonderheiten der Umwandlung der Spermatiden in die Spermatozoiden bei der var. bivalens erschöpft. Schliesslich sei darauf hingewiesen, dass ich den schwarzen Streifen mit einem Centrosom in der Mitte, wie ihn R. von Erlanger beschrieb, weder bei der einen, noch bei der anderen Abart zu finden vermochte.

Theoretisches.

Die vergleichend-anatomische Forschung der Spermatogenese bei den Wirbellosen ist, trotz der beträchtlichen Werke, die dieses Gebiet behandeln, noch weit entfernt von dem Grade der Entwicklung, die es uns ermöglichte, weitgehende Analogien zu entwerfen und allgemeine Schlussfolgerungen zu ziehen. Die diesbezüglichen Betrachtungen von R. von Erlangers mögen als Beispiel dafür dienen, wie leicht eine Verwirrung der Begriffe zustande gebracht werden kann, wenn man in den Untersuchungsobjekten das sieht, was man hineinsehen will. Nichtsdestoweniger halte ich es für unentbehrlich, wenn ferner reale Probleme aufgestellt werden sollen, einige theoretische Betrachtungen anzustellen und vorrauszuschicken.

Vor allem möchte ich eine Frage aufwerfen: was bedeuten die „granulations protoplasmiques"? O. Hertwig nennt dieselben „Dotterkörner", Erlanger wieder drückt sich folgendermaßen aus: „das Cytoplasma der Spermatide enthält zahlreiche, rundliche ziemlich ansehnliche Körner, welche jedenfalls Deutoplasma sind und gewissermassen ein Homologon der Dotterkugeln

des Eies bilden." Am vorsichtigsten fasst diese Frage van Beneden an, indem er die Körner ganz neutral „granulations protoplasmiques" heisst.

Meiner Meinung nach haben die Granulationen nichts mit dem Dotter zu tun und sind jedenfalls nicht dem Eierdotter homolog. Der Dotter stellt ein mehr oder weniger inertes Material dar, während die Granulationen in unserem Falle beständig Veränderungen sowohl der Form und Grösse, wie der Färbungsintensität, erleiden. Nachdem sie nämlich in den Spermatogonien einen beträchtlichen Umfang erreicht haben, zerfallen sie späterhin in feinere Ovalkörner, die in den Spermatozyten II. Ordnung sich noch mehr verfeinern. In den Spermatiden nehmen die Granulationen wiederum eine Kugelform an und immer mehr wachsend, verschmelzen sie miteinander, stehen untereinander in Verbindung durch Überbrückungen und bilden vollends einen festen Panzer für den Spermatidenkörper.

Im Uterus müssen die Spermatiden einen bedeutend langen Weg durchlaufen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen und deswegen ist der Panzer eine sehr zweckmässige Schutzeinrichtung gegen äussere Einflüsse, ganz ähnlich, wie es die von Kolzow beschriebenen elastischen Fasern eine solche ist, indem sie die äussere Form der Spermatozoen von Dekapoda vor schädlichen Einflüssen schützen (14). Freilich bleibt bis auf weiteres der Charakter der mechanischen Wirkungen noch unbekannt, da die Einzelheiten der biologischen Kopulationsbedingungen der Ascaris bisher noch in Dunkel gehüllt sind. Allein schon heute kann gesagt werden: das frühe Erscheinen der Granulationen in den Spermatogonien, ihre strahlige Lagerung während der Teilung der Spermatozyten sprechen lediglich zu Gunsten ihrer mechanischen, nicht aber nutritiven Bedeutung.

Die den Granulationen anliegenden protoplasmatischen Stäbchen stellen zwar Bildungen sui generis dar, doch ist ihre Bedeutung und Herkunft viel klarer, als die der Granulationen. Ich erinnere an das Vorbereitungsstadium zur ersten Teilung, wo ausser den Granulationsstäbchen noch einzelne keilförmige Stäbchen auf den Plan treten und, obschon die letzteren sich bedeutend intensiver als die ersteren färben, so gibt es doch darunter auch Übergangsformen, die keinen Zweifel über den gemeinsamen Ursprung sowohl jener wie dieser zulassen. Die Keilstäbchen

entsprechen der Grösse und Richtung nach den organischen Radien der Kernteilungsfiguren, so dass die Granulationsstäbchen nur modifizierte Bezirke der organischen Radien darbieten. Nur indem wir uns vorstellen, dass die Stäbchen in die organischen Radien eingeschlossen sind, wird uns auch die strahlige Lagerung der ersteren erklärlich.

Die organischen Radien der Spermatozyten, die aus den einander abwechselnden schwarzen und ungefärbten Bezirken bestehen, gewinnen eine Ähnlichkeit mit den Fibrillen der quergestreiften Muskeln. Es war van Beneden, der bekanntlich die Theorie aufstellte, der zufolge die organischen Radien kontraktile Fähigkeiten in sich bergen und dass, dank dieser Eigenschaft, sich Spannkräfte entwickelten, die bei der Mitose tätig wären. Von diesem Gesichtspunkte aus gewinnt der Vergleich der organischen Radien der Spermatozyten von Ascaris eine viel grössere Bedeutung, die denn auch von M. Heidenhain gewürdigt worden ist (13). Es ist hier nicht der Ort, auf die Einzelheiten der Ansichten des letzteren Forschers des näheren einzugehen, nur eins möchte ich hervorheben, nämlich, dass die van Beneden'sche Erscheinung „der konzentrischen Kreisfiguren" in den Betrachtungen M. Heidenhains eine bedeutende Rolle spielt. Soviel ich indessen auf Grund meiner Beobachtungen folgern kann, spielen die Kontraktilkräfte der organischen Radien keinerlei Rolle in den Mitosen der Spermatozyten. Wie schon oben gezeigt, sind es nicht die Sphärenstrahlen, die das Chromosom aufsuchen und demselben sich anschmiegen, sondern es ist das Chromosom selbst, das noch im Kern mit unversehrter Membran Fortsätze in der Richtung zu den Sphärastrahlen hin aussendet und, indem es sich den letzteren nach Auflösung der Kernmembran anhaftet, in die unmittelbare Nachbarschaft der Sphäre übergeht. Auf ähnliche Weise verfahren auch die Amoeben, die mit ihren Pseudopodien sich irgendwo ansetzen und alsdann den ganzen Körper in der Richtung zum Ansatzpunkte fortbewegen. Die Sphärenstrahlen, an denen sich die Chromosomzacken befestigen, verdicken sich infolge des Reizes und bilden somit das, was Brauer die Spermatozytenspindel nennt. Noch schärfer ist die selbständige Chromosombewegung ausgesprochen nach der Teilung der Spermatozyten II. Ordnung. Indem es in Verbindung mit den Sphärenstrahlen bleibt, erreicht das Chromosom die Zone der

Mikrosomen. Wenn aber die rote Sphäre samt ihren Strahlen schwindet, bleibt im gleichmässigen hellen Raume lediglich das Centriol, das sich später entzwei teilt, während die Chromosomen (resp. das Chromosom) sich zum Zentrum hin bewegen zur Zeit, wo die Centriolen auseinandergehen ohne Strahlenbildung hervorzurufen.

Die die Tochterplatten verbindenden Zwischenfäden können unmöglich differenzierte organische Strahlen darstellen, denn dieselben sind oft knieartig in der Mitte gebogen. Dabei bestehen sie bei der var. bivalens zweifellos aus Chromatin und es ist durchaus wahrscheinlich, dass sie zum Auseinanderschieben der Tochterplatten bestimmt sind. Das Vorhandensein solcher Fäden lediglich zum Zweck der Verbindung der Platten würde mechanisch überflüssig und daher auch unverständlich sein.

Bei der var. univalens sind die zur Sphäre hinziehenden Chromosomenfortsätze dünn, während die Zwischenfäden stark und ausgesprochen differenziert sind; hingegen bei der var. bivalens liegen die Verhältnisse umgekehrt. Betrachtet man aber die Verbindungsfäden als Organe zum Auseinanderschieben der Chromosomen, so werden sofort auch die Verdickungen in der Mitte als notwendige Stützpunkte füglich aufgefasst werden können. Dagegen haben die erwähnten Verdickungen nichts mit der Bildung einer neuen Zellenwand an der Stelle der endgültigen Protoplasmateilung zu tun und folglich sind sie von den Zellenplatten der pflanzlichen Objekte physiologisch betrachtet grundverschieden.

Ausser während der Dauer der Teilungen bleibt die strahlige Lagerung der Stäbchen auch nach der Cytophorbildung bestehen. In dieser Hinsicht reihen sich die Ascarisspermatiden den Riesenzellen des Knochenmarks, die M. Heidenhain (13) studierte, ziemlich nahe an. Bei den letzteren zerfällt die äussere Protoplasmazone ab und zu in Stücke, so dass die Bildung einer neuen Zellmembran nötig wird, nebenher tritt im Körper der Riesenzellen eine strahlige Lagerung der Mikrosomen ein und eine neue Membran wird durch das Verschmelzen der letzteren in der entsprechenden krummen Fläche zusammengezimmert. Sowohl in den Spermatiden der Ascaris während und nach der Ausscheidung der Cytophorsubstanz wie in den Riesenzellen des Knochenmarks nach Zerfall der äusseren Zone müssen regenerative Erscheinungen

eintreten und dieselben sind es, die von einer strahligen Lagerung der Protoplasmateilchen begleitet werden.

Dass eine solche Erscheinung einen tiefen biologischen Sinn hat, beweisen die Versuche von Gurwitsch mit zentrifugierten Amphibieneiern (Verh. d. Anat. Ges., Jena 1904). Es trat nämlich in dem vom Zentrifugieren gestörten Protoplasma eine Regeneration ein, wobei Strahlungen der Protoplasmateilchen zustande gekommen waren. Was nun die Spermatiden anbetrifft, so bieten sie noch in der Hinsicht Interesse, als das Zentrum der Strahlung nicht vom Centrosom, sondern vom Kern eingenommen wird. Infolge der erwähnten Ursachen ist es mir nicht gelungen, das endgültige Schicksal der Centriolen zu verfolgen. Von allen möglichen Annahmen scheint mir doch diejenige die am meisten zutreffende zu sein, dass das Centriol des daneben bleibenden Kernes mit dem letzteren verschmilzt oder gar in denselben dringt; indessen ist nicht ausgeschlossen, dass die Centriolen die intensive Hämatoxylinfärbbarkeit verlieren und im Protoplasma liegen bleiben. Indessen, es sei dem wie es wolle: die Tatsache bleibt bestehen, dass der Kern mechanisch das Centriol sowie die Sphäre ersetzt. Die Teilung des Centriols in den Spermatiden bringt die Spermatozoiden der Ascaris so nahe als möglich den Spermatozoiden anderer Tiere, die für gewöhnlich mit zwei in die eine oder andere Art von Organellen sich umgestaltenden Centriolen versehen sind.

Mit Hilfe von Analogien und Vergleichen kann man bis zu einem gewissen Grade den glänzenden Kegel der Ascarisspermatozoiden, als ein Derivat eines vom Kern am weitesten abstehenden Centriols betrachten. Die mechanische Bedeutung des Kegels leuchtet mehr ein, als die morphologische. Ein vollständig entwickelter Kegel zeichnet sich durch eine ebenso stark ausgesprochene lichtbrechende Tätigkeit sowie Hämatoxylinfärbbarkeit aus, wie die vollständig zur Entwicklung gelangten Spermatidengranulationen am Ende des canalis deferens, weshalb eine gleiche chemische Zusammensetzung, sowie eine gleichwertige Dichte dieser Bildungen füglich gemutmasst werden kann. Schliesslich sei bemerkt, dass der glänzende Kegel den Kopf des Spermatozoons vor Zerquetschung und Missgestaltung seitens der Eier schützt.

Karl Cam. Schneider nennt das körnige Protoplasma „Körnchen von unbestimmter Bedeutung“: dieser Bezeichnung kann ich mich nur anschliessen. Jedoch, in Anbetracht weiterer Forschungen, ist es angebracht, hier die hauptsächlichsten charakteristischen Merkmale dieser Körnchen noch einmal zu schildern. Dieselben erscheinen im letzten Stadium der zweiten Teilung der Spermatozyten, wobei sie die Stelle der früheren hellen Zone in unmittelbarer Nachbarschaft der Sphäre einnehmen. Die maximale Grösse sowie den Grad der Färbungsintensität erreichen sie schon nach dem Verschwinden der protoplasmatischen Stäbchen. In den Spermatozoiden umgibt das körnige Protoplasma stets den Kern, ragt teilweise in den Schwanz hinein, während es im Kopfe nur die Basis des letzteren in Anspruch nimmt. Ihren topographischen Eigenschaften nach entsprechen die Körnchen am meisten den Mitochondria Bendas (15).

Die abweichenden Formen der Spermatogenese bei Ascaris.

Bei allen von mir untersuchten Individuen der Ascaris megalocephala var. univalens verlief die Spermatogenese ganz gleichartigerweise. Eine einzige und äusserst seltene Abweichung von der Norm bildet die vorzeitige Entwicklung der Granulationen, wobei die letzteren schon während der zweiten Spermatozytenteilung ihre Stäbchen verloren und zu jenen intensiv mit Hämatoxylin sich färbenden Kugeln sich auswuchsen, die den Panzer der Spermatiden am Ende des ductus deferens zusammensetzen. Umgekehrt zeichnet sich die Spermatogenese bei der var. bivalens durch die ungewöhnliche Veränderlichkeit des Vorgangsverlaufes aus; die Kernteilungsvorrichtung ihrer Geschlechtszellen funktioniert mit viel geringerer Pünktlichkeit im Vergleich zu der var. univalens. Bei einer Hälfte der Individuen nehmen die Granulationen eine ovale Form an, während deren strahlige Lagerung erst nach dem Auseinanderweichen der Tochterchromosomen der Spermatozyten erster Ordnung hervortritt. Ich habe schon oben eines Falles gedacht, wo die Spermatozyten erster Ordnung mit der Hämatoxylinfärbung versagenden Granulationen, sowie mit Mikrosomen, welche noch nicht zu Stäbchen verschmolzen, ausgefüllt waren; doch

bieten ein viel grösseres Interesse die in dem Bau der Chromatingruppen zutage tretenden Abweichungen dar.

Eine vom Typus abweichende Chromosomenform habe ich schon beschrieben; es sind nämlich die Chromosomen mit zugespitzten Enden. Ihrem Aussehen, sowie ihrem gegenseitigen Verhältnisse nach entsprechen sie vollständig den von mir in einer anderen Mitteilung beschriebenen Chromosomen der Richtungskörper in den Eiern der Ascaris megalocephala var. bivalens, während sie sich von den letzteren, ganz ähnlich wie die Chromosomen mit verdickten Enden, durch die Abwesenheit der queren Verbindungsbrücken unterscheiden. Während in den Eiern der Ascaris die Chromosomen erst verhältnismässig später an den Enden sich verdicken, vollzieht sich in den männlichen Geschlechtszellen die Chromatinkonzentration an den Chromosomenenden schon in den frühesten Stadien der Chromosomendifferenzierung.

Ferner hat auch die Querspaltung einzelner Chromosomen oben im Text Erwähnung gefunden (Fig. 130), indessen sei hinzugefügt, dass ich diese Erscheinung erst nach dem Auseinanderrücken der Tochterplatten der Spermatozyten erster Ordnung, sowie in der Äquatorialplatte der Spermatozyten zweiter Ordnung beobachtet habe.

Auf eine noch bedeutendere Abweichung vom normalen Verlaufe der Samenbildung stiess ich ganz am Anfang der Untersuchungen und dieser Umstand war es, der mir hauptsächlich den Anlass gab, die Ascarisspermatogenese eingehender zu erforschen. Es kommt nämlich auffälligerweise vor, dass die Spermatozytenteilungen erster sowie zweiter Ordnung zuweilen ohne Bildung von Chromatingruppen vor sich gehen, wobei der Unterschied im Vergleich zur normalen Samenbildung erst von dem Stadium an beginnt, in dem die Chromatinkörner die Spaltung erleiden. Die exzentrisch gelagerte Chromatinanhäufung zerfällt dabei in einzelne, teils frei im Kernbinnenraum liegende, teils wieder zu Fäden sich verbindende Körner; im letzteren Falle tritt die Längsspaltung mit besonderer Deutlichkeit in die Erscheinung. In diesem Stadium stellt das Kernkörperchen ein ziemlich grosses Gebilde von unregelmässiger Form dar, das sich mit Hämatoxylin ebenso intensiv färbt, wie das Chromatin (Fig. 109). Während die Körner immer mehr und mehr verschmelzen, ziehen vier einzelne Fäden die besondere Aufmerksamkeit auf sich. Dieselben sind

nämlich einfach (nicht zweifach) in der Länge gespalten, ihre Enden sind gewöhnlich von den grössten Körnern in Beschlag genommen, mit anderen Worten, sie erscheinen an den Enden verdickt. Viel schwieriger, ja oft sogar unmöglich ist es in den vereinzelt liegenden Körnern, die noch dazu kaum von dem Kernkörperchen unterscheidbar sind, die Längsspaltung wahrzunehmen (Fig. 110). Dagegen kann man in den Fäden ganz deutlich die dieselben zusammensetzenden Körnchen ins Auge fassen, wie es auch möglich ist die Zahl der letzteren, die in den einzelnen Fäden verschieden ist, zu bestimmen (Fig. 111).

Die Chromatinfäden verkürzen und verdicken sich gerade so, wie bei der normalen Samenbildung, während die dieselben zusammensetzenden Körnchen völlig miteinander verschmelzen. In diesem Stadium sind am meisten die zwei Endformen des Kerns charakteristisch. In manchen Fällen bleibt das Chromatin in Gestalt von zahlreichen Körnern verschiedener Grösse bestehen, deren grösste Exemplare eine Längsspaltung aufweisen (Fig. 113); in anderen Fällen wieder findet man nur vier dicke Chromosomen, die meistenteils in der Mitte verdickt, zuweilen aber auch geknickt sind, wobei beide Hälften selten einen gleichen Umfang behalten (Fig. 112). Die Übergangsformen zeichnen sich durch eine kleinere Anzahl von differenzierten Chromosomen, sowie durch eine entsprechende grössere Menge einzelner Körner aus.

Dieselben Kernformen bleiben während des Auftretens des Centrosoms bestehen, das in diesem abweichenden Typus der Samenbildung stets die Mitte des Zellkörpers einnimmt, während der Kern exzentrisch zu liegen kommt und nicht selten sogar bis an die Randfläche des Kerns verdrängt erscheint. Das Centrosom tritt dann im Protoplasma als einziges auf, während die Kernmembran an der entsprechenden Stelle eine Einstülpung zeigt, die nicht selten recht bedeutend ist. Dabei gelingt es mit ungewöhnlicher Deutlichkeit alle Stadien der Centrosomteilung (Fig. 114), sowie die Verbindung der Tochtercentrosomen untereinander mit Hilfe der Primärspindel in Augenschein zu nehmen.

Wenn die Centrosomen die entgegengesetzten Kernpole erreichen, so lagern sich die Chromosomen, sowie die Körner so im Binnenraum des Kerns an, dass die Spaltungsflächen senkrecht zur Achse, die die beiden Centrosomen verbindet (Fig. 115), zu

liegen kommen. Während der Ruckes nach den Polen zu entspricht jedem Chromosom an der Kernmembran eine Delle an der Berührungsstelle, während der Kern selbst allmählich in der Zelle die zentrale Lage gewinnt. Der Kernumfang nimmt dabei ab, während das Kernkörperchen resorbiert wird; die Chromatinbildungen legen sich enger aneinander. Die Chromosomen weisen keine Zacken auf, nach Auflösung der Kernmembran aber sieht man das Chromatin ohne jede Ordnung in der Mittelgegend der Zelle zerstreut hier und da liegen (Fig. 116).

Die Desorganisation der Äquatorialplatte ist bei verschiedenen Individuen, ja sogar in den Zellen eines und desselben Spulwurmes in verschiedenem Grade ausgesprochen; infolgedessen können denn auch alle Übergangsformen zur normalen Äquatorialplatte mit zwei Chromatingruppen, den Tetraden der Boveri'schen Terminologie, gefunden werden. Auch begegnet man Spermatozyten erster Ordnung, in denen eine Chromatingruppe vollständig oder annähernd richtig gebildet erscheint, während die Chromosomen der anderen Gruppe nicht zur endgültigen Verkürzung zu einem kubischen Körnchen gelangen, sondern die paarige Anordnung behalten (Fig. 117), oder aber in einzelne Teilchen von verschiedener Grösse zerfallen, die, seitwärts von der Äquatorialplatte geschlagen, nunmehr abseits von derselben zerstreut liegen (Fig. 118). Doch kommt es öfter vor, dass auch die erste Gruppe in feinere Teilchen zerfällt (Fig. 119).

Die Chromatinteilchen der völlig deformierten Äquatorialplatte liegen nur annähernd in einer Ebene und lagern sich entweder symmetrisch zu beiden Seiten der Spindel an, oder sie sind alle nach irgend einer Richtung hin verschoben, wobei in den gröberen Teilchen stets eine Längsspaltung beobachtet werden kann (Fig. 119). Die Spindel nimmt dann eine bestimmtere Gestaltung erst vor Beginn der Teilung an, wo alle zerstreute Teilchen im Mittelpunkt der Äquatorialplatte sich anhäufen und zugespitzte Fortsätze bilden, die gegen das Centrosom gerichtet sind, wobei die Hälften der gespaltenen Teilchen sich nach beiden Seiten der Äquatorialplatte ganz gleichmässig ausziehen (Fig. 120).

In den auseinanderrückenden Tochterplatten verschmelzen die Chromatinteilchen noch enger miteinander, während zwischen den Platten selbst anfänglich mehr oder weniger dicke Chromatinbrücken überbleiben (Fig. 121).

Nach der ersten Spermatozytenteilung zerfällt das Chromatin wiederum in einzelne Teilchen (Fig. 122), die für gewöhnlich ihre zugespitzten Zacken, mit welchen sie sich an den Spindelfäden befestigen, noch bis auf weiteres beibehalten. Indem sie nicht selten an der Zellperipherie bis zum Beginn der Einschnürung der Zelle verbleiben und ihre Verbindung mit den Spindelfäden verlieren, zerfallen die Teilchen in noch viel feinere Körner, die miteinander verschmelzen und paarige Parallelfäden, sowie Stäbchen bilden (Fig. 123). Wenn nun das Chromatin aufs neue die Äquatorialfläche der Spindel erreicht, verkürzen sich die Fäden sowie die Stäbchen, indem sie wiederum mehr oder weniger grosse Teilchen bilden, die in gleichen Mengen zu beiden Seiten der Äquatorialfläche verteilt sind. Übrigens können die Teilchen, die die Tochterplatten der Spermatozyten erster Ordnung zusammensetzen ohne weitere Veränderungen die letztere Anordnung erfahren. Während des Auseinanderrückens der Tochterplatten der Spermatozyten zweiter Ordnung bilden zwar die Chromatinteilchen wiederum zugespitzte, gegen das Centrosom gerichtete Fortsätze, doch können solch paarige und symmetrische Teilchen, wie sie in den Spermatozyten zweiter Ordnung zu finden sind, nicht beobachtet werden (Fig. 124). Nach oder sogar während des Auseinanderrückens verschmelzen einzelne Teilchen aufs neue miteinander, während die Tochterplatten längere Zeit miteinander durch Chromatinbrücken verbunden bleiben (Fig. 125, 126), deren abgeschnürte Hälften noch nach der Teilung des Zellkörpers bestehen bleiben. Sowohl das Centrosom wie die Sphäre werden in den Spermatiden reduziert, das Centriol färbt sich gewöhnlich nicht, eine Zone roter Mikrosomen umgibt den hellen Raum der reduzierten Sphäre, deren Mittelpunkt in der Folge vom Kern in Anspruch genommen wird. Letzterer bewahrt selten eine richtige Kugel- oder Ellipsoidform, sogar in den Spermatiden mit vollständig ausgerüstetem Panzer besitzt er unregelmässige Umrisse oder er zeigt sich in zwei bis drei Teile von verschiedener Grösse geteilt. Ja, mir gelang es Spermatozoiden mit ähnlichen Kernen im Uterus selbst zu finden, wo die Befruchtung von statten ging und die Eier entwickelten sich in den folgenden Uterusstrecken völlig normal. Folglich bewahrt, trotz dem unregelmässigen Verlaufe der Samenbildung, die Chromatinkonstitution ihre spezifischen Eigenschaften. Endlich sei bemerkt, dass die Spermatogonien

in einem der Spulwürmer mit abnormer Samenbildung längere Zeit den Rachisrest behielten (Fig. 113, 114).

Die Fragmentierung der Chromosomen in den Zellen der Ascaris stellt keine eigentlich unerwartete Neuigkeit dar. Denn in den somatischen Zellen des Ascarisembryo fallen, nach den Beschreibungen Boveris, die verdickten Enden der Chromosomen ab und werden im Protoplasma resorbiert, während die mittleren Bezirke in kleinere Körnchen, die die Rolle echter Chromosomen spielen, zerfallen. Die Beobachtungen Boveris sind von einer ganzen Reihe anderer Autoren bestätigt worden und somit kann mit Fug und Recht diese Erscheinung als eine völlig normale erachtet werden. Luigi Sala gelang es sogar experimentell die Fragmentierung der Chromosomen der ersten Richtungsteilung der Ascariseier der var. bivalens dadurch hervorzurufen, dass er dieselben der Abkältung unterworfen hatte (21). Schon im Keimbläschen zerfällt das Chromatin unter Einwirkung der Kälte in mehr oder weniger grosse Teilchen, die sich an irgend einer Stelle dortselbst anhäufen und, wenn das Keimbläschen sich in die Spindel erster Teilung umwandelt, in demselben eine Äquatorialplatte bilden und die Rolle der Chromosomen auf sich übernehmen. Manche Teilchen behalten die längliche Form, andere wieder stellen Körner von unregelmässigen Umrissen dar.

Zieht man die Beobachtungen Boveris, Salas und die von mir gemachten in Betracht, so darf festgestellt werden, dass die Chromosomen der Ascaris megalocephala eine besondere Neigung, in kleinere Teilchen unter Einwirkung äusserer Einflüsse zu zerfallen, kraft der Veränderungen, die im Protoplasma selbst ihre Quelle haben, oder unter völlig normalen Bedingungen, besitzen.

In dem von mir beschriebenen abnormen Verlaufe der Samenbildung ist das Fehlen der Chromatingruppen von besonderer Wichtigkeit. Die Kerne, die lediglich vier einfach längsgespaltene Fäden enthalten, können meines Erachtens mit vollem Recht als ein Wink dienen, der von der Natur selbst zur Beantwortung der Frage, wieviel Chromosomen in den Ascarisgeschlechtszellen enthalten sind und was denn eigentlich die Chromatingruppen zu bedeuten haben, gegeben worden ist. Die bezeichneten Fäden, die in der Folge zu Stäbchen sich verkürzen, entsprechen den Vierergruppen der Copepoda und Insecta, d. h. sie sind nicht mehr und nicht weniger als die längsgespaltenen doppel-

wertigen Chromosomen. Diese Annahme wird nicht im mindesten etwa dadurch in Frage gestellt, dass die Chromosomen der Ascaris in noch feinere Teilchen zerfallen. Im Gegenteil, darin besteht ja die bis auf das äusserste ausgesprochene Ähnlichkeit jener wie dieser, da bei den Copepoden ja ebenso deformierte Chromosomen (16) vorkommen. Bei Cyclops strenuus vollzieht sich die Deformation der Vierergruppen auf zweierlei Weise. In den einen Fällen zeichneten sich nämlich alle Teilungsfiguren dadurch aus, dass die Chromosomen, die in normaler Menge auftraten, noch von einem Kranz kleiner Chromatinkörnchen, die auch in der Äquatorialebene sich lagerten, umgeben waren. In anderen Fällen wieder war ein Teil von Chromatinkörnchen seitwärts von der Äquatorialplatte verschoben. Jenes wie dieses wird bei der Ascaris meg. var. bivalens ebenfalls beobachtet.



Äquatorialplatten in den Zellen der Keimzone.

Nachdem alle zahlreichen Merkmale, die auf die Doppelwertigkeit der Chromosomen in den Geschlechtszellen der Ascaris hinweisen, und die eigentlich den Inhalt der vorliegenden Mitteilung ausmachen, erörtert worden sind, möchte ich noch im Anschluss an dieselbe auf die Form der Chromosomen in den Äquatorialplatten der Keimzone aufmerksam machen. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bilden die Grundform der Chromosomen von der Keimzone zwei an einem Ende verbundene Halbbögen (Fig. im Text). Da die einfachen Chromosomen der somatischen Zellen überhaupt die Form eines Halbbogens haben, so kommt folglich die Doppelwertigkeit der Chromosomen in den Geschlechtszellen von Ascaris, sogar in deren äusserer Form noch in der Keimzone zum Ausdruck.

Die Chromosomenfragmentierung in dieser Zone der Hodenröhre wurde von Wasilewsky beschrieben, der den Zerfall der chromatischen Bänder in 8 bis 10 Elemente niederer Ordnung beobachtete, welche Teilchen von kubischer Form darstellen (17).

Die Samenbildung der Wirbeltiere war bis in die letztere Zeit hinein der Grund für die Lehre von der doppelten Längsspaltung des Chromatinfadens, aber auch auf diesem Gebiete bilden die Arbeiten von Mongomery (18), ferner von A. und K. E. Schreiner (19), wie es scheint, einen Wendepunkt in den Untersuchungen, die nunmehr die Aufmerksamkeit der Forscher nicht nur auf die endgültige Chromosomenstruktur, sondern auch auf die Genese derselben, insbesondere aber auf die überaus wichtige Phase der Synapsis, lenken werden.

Bei der Ascaris geht in diesem Stadium, wie von mir beschrieben, ein paarweise sich vollziehendes Aneinanderlegen der Chromatinfäden vor sich, wodurch die Bildung der Chromatingruppen zustande kommt. Dieselbe Erscheinung und in demselben Stadium wird auch von A. und K. E. Schreiner bei Spinax niger, sowie bei Myxine glutinosa beobachtet, wobei die Autoren die Lagerung der Chromatinfäden im Stadium der Synapsis dem Einflusse der Centriolen zuschreiben. Bei der Ascaris vermochte ich einen Einfluss der Centriolen nicht zu beobachten. Noch Sala spricht sich auf Grund der durch künstliche Bedingungen hervorgerufenen unregelmässigen Formen der Richtungskörperspindel zu Gunsten der Selbständigkeit der Chromosomenbewegungen aus. Meiner Meinung nach kann die Bildung der Zacken an den Chromosomen noch innerhalb des Kernes und insbesondere das Treiben der Chromatinteilchen bei abweichendem Verlaufe der Samenbildung lediglich dadurch erklärt werden, dass das Chromatin der Ascarisgeschlechtszellen die Fähigkeit zu selbständiger Bewegung besitzen. Freilich vollzieht sich das Wachstum der Zacken sowohl wie die Bewegungen der Chromosomen nach dem Auseinandergehen derselben in der Richtung zu den Centrosomen hin, indessen sind die Centrosomen sowie der Kern bis zu einem gewissen Grade als voneinander unabhängige Systeme aufzufassen. Gibt es doch Fälle, wo (Fig. 127) die Centrosomen ihre üblichen Stellen in der sich einzuschnüren beginnenden Zelle einnehmen, während der Kern nicht etwa in der

Äquatorialebene, sondern irgendwo hinter einem der Centrosomen seinen Platz einnimmt. Dabei ist von Spindelfäden nichts zu merken. Da auch unter normalen Bedingungen die einzelnen Strahlen der Sphäre sich in Spindelfäden erst nach Auflösung der Membran, sowie nach der Befestigung der Chromatinzacken an diesen Strahlen umgestalten, so halte ich es für durchaus wahrscheinlich, dass die Spindelfäden sich erst unter dem Einfluss des Reizes, die die Befestigung der Chromosomen ausübt, herausbilden. Von den Epithelzellen kann man eine beliebige Anzahl von Beispielen anführen, wo das Protoplasma unter dem Einfluss der Befestigung an das Substrat sich in Fäden umbildet, in eine Art „Basalfilamente" der Drüsenzellen. Deswegen meine ich auch, dass die sich öfters wiederholende Betrachtungen über die Frage, von welcher Seite sich die Spindelfäden an die Chromosomen befestigen, ganz unwesentlich sind, wenn es gilt, die Mechanik der Mitose zu erfassen. Ja selbst Boveri, der doch mit vollem Ernste diese Frage auseinandersetzt (20), ist, wie es scheint, bereit, einen beträchtlicheren Teil von Selbständigkeit der Chromatinbewegungen anzuerkennen, indem er die Verbindung der einfachen Chromosomen zu doppelwertigen mit der Kopulation der Protozoen vergleicht.

Ferner beschreibt Schreiner als wesentlichen Beweis für die parallele Verschmelzung der Fäden abnorme Zellen, in denen diese Verschmelzung gar nicht, oder nur teilweise vorkommt. Dasselbe Bild bietet der abweichende Verlauf der Samenbildung der var. bivalens, von mir oben beschrieben. Die Ähnlichkeit der abweichenden Formen muss als der wichtigste und ausschlaggebende Moment betrachtet werden. Denn in den abweichenden Formen kommt ohne weiteres zum Ausdruck, in welchem Verhältnis die Chromatingruppen der Ascaris, sowie die Chromosomen der Spinax und der Mixine zu den „Vierergruppen" der Copepoda stehen und dieser Umstand enthebt uns der Mühe die normalen Erscheinungen untereinander zu vergleichen, was eine kleinliche und die Gefahr der Willkürlichkeit in sich bergende Arbeit ist. Indessen auch unter den normalen Erscheinungen gibt es solche, in denen mit aller Deutlichkeit die paarweise sich vollziehende Verbindung der doppelwertigen Chromosomen zum Vorschein kommt; so z. B. bei der var. bivalens das Stadium der vier Balken, die aus einem Mittelpunkt hervor-

gehen (Fig. 12, 13, 14, 19, 20, 24), bei der var. bivalens der Anfang der Synapsis (Fig. 83, 84).

Im Gegensatz zu den Behauptungen Schreiners, dass nämlich bei der Mixine sowie dem Spinax niger die erste Teilung der Spermatozyten eine Reduktions-, die zweite dagegen eine Äquationsteilung sei, ist bei der Ascaris, meinen Beobachtungen zufolge, die erste Teilung eine Äquations-, während die zweite eine Reduktionsteilung darstellt. Bei völlig normal entwickelten Chromatingruppen fällt es begreiflicherweise schwer, sich darüber klar zu werden, mit was für einer Teilung man es zu tun hat, ob nämlich die Chromatingruppe so angeordnet ist, dass verschiedene Chromosomenpaare voneinander abrücken, oder ob es nur die homologischen Spalthälften sind. Hier geben uns wiederum die abweichenden Formen der Samenbildung bei der Ascaris meg. var. bivalens entsprechenden Aufschluss, denn es lagern sich im Stadium der Äquatorialplatte der Spermatozyten erster Ordnung die einzelnen gespaltenen Stäbchen und Körner dergestalt, dass die Spalthälften sich voneinander trennen.

Dem Obigen zufolge lauten die Schlussfolgerungen, die ich zusammenfassend aus allen oben dargelegten Tatsachen und Betrachtungen ziehe, folgendermaßen: in den Kernen der Spermatozyten erster Ordnung der Ascaris megalocephala ergeben sich vier bezw. zwei doppelwertige und längsgespaltene Mutterchromosomen.

Zum Schluss erachte ich es für meine angenehme Pflicht, an dieser Stelle der liebenswürdigen Umgebung zu gedenken, die ich während der drei Semester, die zwecks Ausführung vorliegender Arbeit in Anspruch genommen werden mussten, im anatomisch-biologischen Institut zu Berlin fand, und insbesondere sei mir gestattet, meinen tiefen und herzlichen Dank dem Herrn Geheimrat Professor Dr. O. Hertwig auszusprechen, der meinen Untersuchungen stets ein lebhaftes Interesse entgegenbrachte und es auch an nützlichem Rat nicht fehlen liess.

Literaturverzeichnis.

1. Van Beneden et Charles Julin: La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. de l'Académie de Belgique. Année 53, ser. 3, t. 7.
2. M. Nussbaum: Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 23, 1884.

3. O. Hertwig: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für zelluläre Streitfragen. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 36, 1890.
4. A. Brauer: Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 42, 1893.
5. Mich. v. Lenhossek: Untersuchungen über Spermatogenese. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 51, 1898.
6. E. Fürst: Über Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 52, 1898.
7. Schneider: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Fischer, Jena, 1900.
8. Van Beneden: Recherches sur la fécondation. Archives de biologie, vol. IV, fasc. II et III.
9. K. Kostanecki und M. Siedlecki: Über das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 48, 1897.
10. Th. Boveri: Zellenstudien. Hefte I, II, III, IV.
11. Munck: Über Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 9, 1858.
12. R. v. Erlanger: Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 49, 1897.
13. M. Heidenhain: Neue Untersuchungen über die Zentralkörper etc. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 43, 1894.
14. Kolzoff: Untersuchungen über Spermien und Spermatogenese bei Decapoda. Anat. Anzeig. 1904.
15. Benda: Die Mitochondria. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 12, 1902.
16. V. Häcker: Über generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilungsbilder. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 43, 1894.
17. Von Wasilewsky: Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 41, 1893.
18. Montgomery: The heterotypic Maturation of Mitosis in Amphibia and its general Significance. Biol. Bull. Bd. IV, 1903.
19. A. und K. E. Schreiner: Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anzeiger, Bd. 24, No. 22, 1904.
20. Th. Boveri: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, Fischer, 1904.
21. Luigi Sala: Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. 44, 1895.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXII bis XXIV.

Fig. 8. (ausgeführt nach einem Celloidinpräparat) Leitz 1/12, Öl-Immersion, tub. 160 mm, Zeichenapparat von Leitz. Alle übrigen Zeichnungen sind mit Hilfe desselben Apparates, derselben Linse, aber bei ganz ausgezogenem Tubus ausgeführt worden.

Ascaris megalocephala var. univalens.

Fig. 1. Ein homogenes Chromatinklümpchen am Anfang der Wachstumszone.

Fig. 2. Übergang zum folgenden Stadium. In den drei rechts gelegenen Zellen bilden sich perlenschnurartige Fäden.

Fig. 3. Drei Zellen, in deren Kernen das gesamte Chromatin perlenschnurartige Fäden bildet.

Fig. 4. Drei Zellen, in denen die perlenschnurartigen Fäden sich aneinander zu legen beginnen.

Fig. 5. Drei Zellen am Ende des Stadiums der Zusammenschmelzung der Fäden.

Fig. 6. In beiden Zellen bildet das Chromatin eine sternförmige Masse, in der einzelne Fäden nicht unterscheidbar sind.

Fig. 7. Auftreten von grösseren und intensiv sich färbenden Körnern an den Enden der Fortsätze der sternförmigen Masse.

Fig. 8. Stadium der Bildung von Chromosomenenden.

Fig. 9. Zwei Zellen desselben Stadiums. Teilung des Kernkörperchens.

Fig. 10. Drei Zellen des folgenden Stadiums. In den zwei Zellen rechts hat sich das Kernkörperchen in einen Haufen kleinerer Kernkörperchen umgebildet, die sich noch intensiv mit Heidenhain'schem Hämatoxylin färben und unmittelbar am Chromatinbalken lagern.

Fig. 11. Ein Haufen von weniger intensiv sich mit Heidenhain'schem Hämatoxylin färbenden Kernkörperchen, der sich in der Zelle rechts vom Chromatinbalken trennt.

Fig. 12. bis 24. Verschiedene Formen von Chromatinbalken sowie Haufen von Kernkörperchen.

Fig. 25 bis 30. Spermatogonien am Beginn des Auftretens von Granulationen.

Fig. 31. Spermatogonie mit nicht vollständig entwickelten Granulationen und mit verkürztem Chromatinbalken.

Fig. 32. Spermatogonie, deren Körper vollständig mit Granulationen ausgefüllt ist. Im Protoplasma treten grössere Mikrosomen auf.

Fig. 33. Weitere Entwicklung der grösseren Mikrosomen.

Fig. 34. Beginn der Bildung von ovalen Granulationen und protoplasmatischen Stäbchen.

Fig. 35. 36, 37. Nacheinanderfolgende Veränderungen des Chromatinkörperchens vor der Ausbildung endgültiger Chromosomen.

Fig. 38. Beide Chromosomen stellen zwei in der Länge gespaltene Bänder, mit ihren Mittelstücken verbunden und an den Enden voneinander abweichend. Ausser dem Kernkörperchen noch eine Lininsphäre im Kerne zu sehen.

Fig. 39. Chromosomen am Beginn der Verkürzung, die Lininsphäre reduziert, aber im Protoplasma noch keine Spur von Centrosomen zu finden.

Fig. 40. Auseinanderweichen der Centrosomen.

Fig. 41. Die Centrosomen erreichen die Pole, die Sphären nehmen eine kugelige Form an. Ausser den in den Granulationen eingeschlossenen Stäbchen, im Protoplasma noch zwei keilförmige Stäbchen zu sehen.
Fig. 42. und 43. Bildung von Zacken an den Chromosomen sowie Verringerung des Kernumfanges.
Fig. 44. Chromosomenzacken nach Auflösung der Kernmembran.
Fig. 45. Verdickungen in der Mitte der Verbindungsfäden, Spermatozytenteilung I. Ordnung.
Fig. 46. Zwischenkörperchen.
Fig. 47. Teilung der Spermatozyten II. Ordnung. Auftreten von mit Bordeaux gefärbten Körnern in den peripherischen Schichten der Sphäre; Centriol.
Fig. 48. Teilung des Spermatidencentriols.
Fig. 49. und 50. Zwei Cytophorsubstanz ausscheidende Spermatiden.
Fig. 51. Zwei Spermatiden der Vierergruppe mit derselben zugehörenden Cytophorscheiben.
Fig. 52. Erstes Stadium der Veränderung der Granulationen.
Fig. 53. Zweites Stadium der Granulationenveränderung.
Fig. 54. Drittes Stadium der Granulationenveränderung.
Fig. 55. Viertes Stadium derselben Erscheinung.
Fig. 56, 57. Fünftes Stadium derselben Erscheinung. Fig. 56. wiedergegeben nach einem Präparat, in dem aus den Granulationen die Färbung vollständig ausgewaschen wurde, um die Verteilung des körnigen Protoplasmas sichtbarer hervortreten zu lassen.
Fig. 58, 59. Endgültige Umwandlung der Granulationen in grössere Kugeln, in einer Schicht an der Oberfläche des Zellkörpers gelegen.
Fig. 60. *a, b, c.* *a* und *c* = Spermatiden, zur Übertragung in den Uterus fertig. *b* = Kopffortsatz. Anblick von oben; in der Tiefe lagert ein Kern, an der Peripherie des Kopffortsatzes haben die Chromatoidbildungen die Gestalt eines Netzes.
Fig. 61. und 62. Panzer der Spermatiden.
Fig. 63. Nahrungsepithelzellen im Uterus des Weibchens.
Fig. 64. und 65. Spermatozoidentypen vor dem Auftreten des glänzenden Kegels.
Fig. 66—69. Beginn der Ausbildung des glänzenden Kegels.
Fig. 70—73. Verschiedene Formen desselben.
Fig. 74. Reifes Spermatozoid, das soeben seine Verbindung mit dem Ausläufer der Nahrungszelle eingebüsst hat.
Fig. 75. und 76. Vollkommen reife und endgültig ausgebildete Spermatozoiden.

Ascaris megal. var. bivalens.

Fig. 77. Zellen am Anfang der Wachstumszone. In drei Zellen hat sich die Struktur des ruhenden Kernes erhalten, in den anderen drei bildet das Chromatin einen Haufen, der von einem hellen Raume umgeben ist.
Fig. 78. und 79. Verschiedene Formen von Chromatinklümpchen.
Fig. 80. Bildung perlenschnurartiger Fäden. Die drei abgebildeten Zellen stellen nacheinanderfolgende Stufen dieses Stadiums dar.

Fig. 81 und 82. Vollkommen entwickelte perlenschnurartige Fäden. Fig. 81 gibt die Gestalt einer Hälfte der Kernoberfläche wieder. Fig. 82, alle fünf Kerne sind perspektivisch abgebildet.
Fig. 83. Aneinanderlegen der Fäden, paarweise.
Fig. 84. Auftreten von exzentrisch gelagertem Häufchen von Chromatinkörnchen.
Fig. 85—89. Nacheinanderfolgende Umwandlungen dieses Häufchens. In Fig. 82 und 89 — doppelte Kernkörperchen.
Fig. 90. Spaltung der Chromatinkörner.
Fig. 91. Stadium der Kette, aus gespaltenen Chromatinkörnern bestehend.
Fig. 92. Differenzierung der Körner in zwei Gruppen.
Fig. 93—98. Nacheinanderfolgende Umwandlungen der Chromatingruppen.
Fig. 99. Auftreten von Centrosomen.
Fig. 100. Bildung von Chromosomenzacken noch innerhalb des Kernes.
Fig. 101. Teilung des Spermatidencentriols.
Fig. 102 und 103. Auseinandergehen der Centriolen.
Fig. 104. Spermatide, Cytophorsubstanz ausscheidend.
Fig. 105. Vollkommen entwickelte Spermatide mit zentralem körnigem Protoplasma sowie mit chromatoïden Bildungen im Kopffortsatze.
Fig. 106, 107, 108. Verschiedene Formen von Spermatidenpanzern.

Abweichende Formen von Samenbildung bei Asc. meg. var. bivalens.

Fig. 109—126. Spermatogenese ohne Bildung von Chromatingruppen.
Fig. 109. Längsspaltung der Chromatinfäden und -Körner. Das grosse Körperchen im Zentrum ein Kernkörperchen.
Fig. 110, 111. Differenzierung von vier einzelnen längsgespaltenen Fäden.
Fig. 112, 113. Endformen von Kernen vor Erscheinen des Centrosomas.
Fig. 114. Teilung des Centrosoms.
Fig. 115. Verteilung der Chromatinteilchen, nachdem die Centrosomen die entgegengesetzten Kernpole erreicht haben.
Fig. 116—119. Deformation der Äquatorialplatte der Spermatozyten I. Ordnung.
Fig. 120. Auseinandergehen der Tochterplatten der Spermatozyten I. Ordnung.
Fig. 121. Chromatinfäden zwischen den auseinandergerückten Tochterplatten
Fig. 122. Nachträgliche Fragmentation der Chromosomen nach der Teilung der Spermatozyten I. Ordnung.
Fig. 123. Verschmelzung der Chromatinkörner in den Spermatozyten II. Ordnung zu paarigen Fäden.
Fig. 124, 125. Zwei nacheinanderfolgende Phasen des Auseinanderrückens der Tochterplatten in den Spermatozyten II. Ordnung.
Fig. 126. Zwei nebeneinander liegende Spermatiden.
Fig. 127. Abnorme Kernlagerung in den Spermatozyten I. Ordnung.
Fig. 128. Chromosomen mit verdünnten und paarweise verbundenen Enden.
Fig. 129. Hohle Centrosomen.
Fig. 130. Zwei in der Teilung begriffene Spermatozyten II. Ordnung. Die Lage der Zellen sowie der Centrosomen entspricht den Winkeln eines Tetarëders, die Zeichnung zeigt die optischen Schnittflächen auf der Höhe der Centrosomen.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schlangen.

Von

Dr. W. Möller.

Adjunkt der Anatomie in Helsingfors (Finnland).

Hierzu Tafel XXV und XXVI.

Um die morphologische Bedeutung des einzigen Gehörknöchelchens der Reptilien einwandfrei festzustellen, sind selbstverständlich sowohl vergleichend anatomische als auch embryologische Untersuchungen nötig. In embryologischer Hinsicht aber ist unsere Kenntnis bis jetzt sehr mangelhaft. Der Zweck der folgenden Untersuchung ist, einen kleinen Beitrag zum Ausfüllen der fraglichen Lücke zu liefern. Das vortreffliche Referat E. Gaupps, „Ontogenese und Phylogenese des schall-leitenden Apparates bei den Wirbeltieren", (1898) hat mir den etwaigen Nutzen einer Untersuchung dieser Art gezeigt. So schreibt der genannte Autor (Nr. 1, p. 1146): „Was nun die Gehörknöchelchen anlangt, so bieten dieselben noch heute, trotz vieler darauf gerichteter Bestrebungen, manche Unklarheiten dar. Ganz besonders fühlbar macht sich bei dem Versuch eines Vergleiches der Mangel an embryologischem, die Sauropsiden-Columella betreffenden Material Hierauf wird also zunächst die Forschung ihr Augenmerk zu richten haben." Was namentlich das Verhältnis bei den Schlangen betrifft, äussert er sich (Nr. 1, p. 1092) also: „Auch über die Mittelohr-Gebilde bei den Schlangen ist seit längerer Zeit nicht mehr gearbeitet worden, und so sind wir hier auf ältere Angaben verwiesen."

Auf diese Tatsachen gestützt, darf ich die Wahl des oben erwähnten Themas zum Gegenstand einer Untersuchung als wohl begründet ansehen.

Material und technische Methoden.

Im Ganzen habe ich 15 Schnittserien untersucht. Von diesen zeigten jedoch die den 5 jüngsten Stadien angehörenden noch keine Spur einer Columella-Anlage. Die folgende Beschreibung umfasst also 10 Schnittserien, wovon 9 Serien Embryonen der Kreuzotter (Vipera berus) angehören; die Serie II stammt allein von einem Embryo der Ringelnatter (Tropidonotus natrix).

Die Embryonen wurden in einem Gemisch von Pikrinsäure, Sublimat und Essigsäure fixiert. Die abgeschnittenen Köpfe sind mit Boraxkarmin durchgefärbt, nach Durchtränkung mit Chloroform in Paraffin eingebettet und in dorso-ventraler Richtung in Schnitte zerlegt worden.

Die Dicke aller Serienschnitte ist 15 μ.

Auf Anraten des Herrn Prof. Rudolph Krause habe ich folgende Färbungsmethode benutzt, die mir vortreffliche Ergebnisse geliefert hat, indem sie ein leichtes Unterscheiden der verschiedenen histologischen Bestandteile des Schnittes ermöglichte. Sie setzt sich aus folgenden Phasen zusammen:

1. die schon erwähnte Stückfärbung mit Boraxkarmin;
2. Färben mit Bismarckbraun in konzentrierter, wässeriger Lösung etwa 3 Minuten;
3. Kurzes Auswaschen in 70proz. Alkohol, bis die braungefärbten Schnitte eben ihre rote Farbe wiederbekommen haben, wozu etwa eine halbe Minute erforderlich ist;
4. Färben etwa 10 Minuten lang mit einer konzentrierten, wässerigen Lösung von Bleu de Lyon, die mit 2 bis 3 Teilen destillierten Wassers verdünnt worden ist;
5. Abspülen zuerst in 70proz., dann in 85proz. Alkohol, beide Alkoholgemische vorher mit einigen Tropfen von der zuletzt genannten Farblösung versetzt, bis sie eine hellblaue Farbe angenommen haben, das schwächere Alkoholgemisch jedoch eine intensivere Farbe als das stärkere. Durch diesen kleinen Kunstgriff habe ich verhindern können, dass die blaue Farbe durch den Alkohol zum grössten Teil ausgezogen wird, was andernfalls sehr schnell geschieht. Die Nerven und die Knochenlamellen erhalten dadurch eine schöne, blaue Farbe, ein Verhältnis, das sehr vorteilhaft ist, wenn es z. B. gilt

einen feinen Nervenquerschnitt in der Schnittserie zu verfolgen oder den ersten Anfang des Verknöcherungsprozesses zu beobachten.

6. Zuletzt folgt Entwässern in immer stärkerem Alkohol und Einschliessen in Xylol-Kanadabalsam.

Zum Zweck der plastischen Rekonstruktion wurden die Schnitte mit einem Projektionsapparat von Zeiss, unter Benutzung eines Mikroplanars von 20 mm Brennweite, ohne Ocular, projiziert und gezeichnet. Dann habe ich die Born'sche Plattenmodelliermethode benutzt. Die fertigen Wachsmodelle wurden anfangs mit einer dünnen Lösung von Schellack überzogen und nach dem Eintrocknen mit den in Tuben käuflichen, fein verriebenen Ölfarben mehrmals bestrichen. Die Erfahrung lehrte jedoch bald, dass man ohne Nachteil das Bestreichen mit der Schellacklösung weglassen und also die Wachsmodelle unmittelbar mit der Ölfarbe bemalen kann.

Bei der photographischen Reproduktion der Modelle ist die Vergrösserung für alle gleich der Hälfte der natürlichen Grösse genommen worden.

Ergebnisse der früheren Untersuchungen.

Hinsichtlich des Verhaltens des Gehörknöchelchens oder der Columella (diese Namen werde ich späterhin als gleichbedeutend benutzen) und der sie umgebenden Teile bei erwachsenen Schlangen mögen nur folgende Punkte, die zum Teil aus Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs (Nr. 2, p. 1499), zum Teil aus dem Artikel von C. Hasse (Nr. 4, p. 648 u. f.) über „die Morphologie des Gehörorganes von Coluber natrix," entnommen worden sind, in aller Kürze angeführt werden.

„Die Schlangen unterscheiden sich von allen anderen Reptilien, indem ihnen ein Cavum tympani, eine Membrana tympani und eine Tuba Eustachii abgeht," ein Verhältnis, das schon Johannes Müller (Nr. 3, p. 264) in einem Aufsatze vom Jahre 1832 hervorgehoben hat.

Zu Grunde der folgenden Darstellung in Bronn liegt die oben genannte Untersuchung von C. Hasse (Nr. 4), dessen Beschreibung mit einigen Abkürzungen beinahe wörtlich wiedergegeben ist.

„Die auch bei den Schlangen zwischen Vagus und Trigeminus an der Seitenfläche des Schädels befindliche Gehörkapsel ist wie

gewöhnlich nach aussen und teilweise nach oben hin von dem Kiefersuspensorium und zwar dem Squamosum und Quadratum überlagert. . . Die Columella unterscheidet sich, indem sie eine sehr schräge Lage von hinten aussen nach vorn innen einnimmt, so dass sie nahezu sagittal liegt, parallel der Richtung des Quadratum, an dessen Hinter- und Innenseite dieselbe angeheftet ist, während sie andererseits im Umfange des Foramen vestibulare eingelassen erscheint. Man kann an der Columella zwei Abteilungen unterscheiden, eine innere, längere knöcherne und eine äussere, kürzere knorpelige, welche letztere durch sehr lockere Bandmassen mit einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum verbunden ist, die ziemlich ausgiebige Verschiebungen des Suspensorium an der Columella gestattet. Der knorpelige äussere Teil, der nur ein Drittel des gesamten Gehörstäbchens einnimmt, ist ein zarter Zylinder, der bei den Bewegungen des Quadratum sehr leicht gebogen wird, ohne dass in gleicher Weise die knöcherne Abteilung der Columella daran Teil nimmt (Vergl. Nr. 4, pag. 649, 651 u. 653).

Zur Ergänzung der obigen Darstellung mögen noch folgende abweichende Verhältnisse nach Angaben von Joh. Müller (Nr. 3, p. 247) wörtlich angeführt werden, obgleich sie nicht in direktem Zusammenhang mit meinem Untersuchungsthema stehen.

„Ich habe bei Typhlops so wenig wie bei Rhinophis ein deutliches ovales Fenster zum Gehörorgan und ein Gehörknöchelchen zum Schluss derselben finden können. Vielleicht ist die Öffnung ausserordentlich klein und durch Membran geschlossen. Ich sah nur eine überaus feine Öffnung zwischen Occipitale laterale und petrosum.“

In Betreff der Gattung Rhinophis schreibt er (Nr. 3, p. 251): Am Os petrosum fand ich kein Fenster und kein Gehörknöchelchen, vielleicht wegen der Kleinheit. Nur befindet sich hinter dem Quadratbein von diesem bedeckt eine Spalte, welche der Gegend des Vestibulum entspricht, von einer membranös-knorpeligen Substanz geschlossen.“

Von der Familie und Gattung Tortrix äussert er nur (Nr. 3, p. 261). Das Gehörknöchelchen ist eine unregelmässige Platte zum Schluss des ovalen Fensters, ohne Stiel.“

Ich gehe nun zu den Ergebnissen der Untersuchungen in Betreff der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei den Schlangen

über. Hierbei werde ich die Beschreibungen der wenigen Autoren wörtlich wiedergeben, weil mir die Darstellung hierdurch sowohl ein grösseres Interesse wie eine grössere Vollständigkeit zu erlangen scheint. Die Grundlage unserer Kenntnis auf diesem Gebiete bildet das klassische Werk von Heinrich Rathke, „Entwicklungsgeschichte der Natter (Coluber natrix)", im Jahre 1839 erschienen. Die erste Anlage des Gehörknöchelchens findet Rathke (Nr. 5, p. 78) in der zweiten Entwicklungsperiode, d. h. in der Zeit, die zwischen der vollendeten Ausbildung der vier Schlund- oder Kiemenöffnungen und der Verschliessung derselben liegt. Die Länge der ganzen Frucht beträgt am Ende dieser Periode ungefähr 19 bis 21 Linien. Die Beschreibung Rathkes (l. c.) lautet, mit einigen Kürzungen, wie folgt. „Aus der zweiten Schlundschiene, d. h. der aus dem serösen Blatte entstehenden Belegung des Schlundbogens, (S. 29), liess sich gleichfalls ein gallertartig-sulziger, einfacher Streifen herauspräparieren. Es ging derselbe von der Belegungsmasse des Kopfstückes der Wirbelsaite ab, indem er als eine Ausstrahlung von jener Masse erschien, entsprang aus ihr dicht unter der Ohrkapsel, ungefähr wo sich der grösste senkrechte Durchmesser derselben befand, nicht aber, wie ich mit Gewissheit glaube angeben zu können, aus dieser Kapsel selbst, ging dann zuerst unter der hinteren Hälfte derselben nach hinten und unten eine kleine Strecke fort, drang darauf in den zweiten Schlundbogen ein, und verlor sich zuletzt, dünner geworden, in einiger Entfernung von dem untern Ende dieses Körperteiles. Wie der weitere Verfolg der Entwicklung zeigte, kommen der rechte und linke Streifen an der unteren Seite des Kopfes sehr bald zur gegenseitigen Berührung, verschmelzen dann untereinander, und stellen nun beide einen einfachen, fast parabolischen Bogen dar, dessen mittlerer Teil, also derjenige, wo die Verschmelzung stattfand, dicht vor dem Eingange in die Luftröhre, oder dem künftigen Kehlkopfe seine Lage hat. Etwas später entsteht an jeder Seitenhälfte dieses Bogens an zwei Stellen eine Sonderung, oder beinahe eine Gliederung seiner Substanz, wodurch nun jede Hälfte gegen das Ende der zweiten Periode in drei aufeinanderfolgende Stücke geteilt wird. Das unterste Stück ist das längste von allen, setzt mit dem der anderen Seitenhälfte einen kleinen, beinahe hufeisenförmigen Bogen zusammen, der in seiner Mitte am dicksten und

mit seinen Enden nach oben und hinten gerichtet ist, und gibt sich deutlich als die eine Seitenhälfte des Zungenbeines zu erkennen. Das zweite Stück ist dünner, kürzer, durchsichtiger, weicher, beinahe bandartig, steigt ziemlich gerade nach oben, und stellt ein Hängeband für das Zungenbein dar. Das dritte oder oberste Stück ist wieder so fest, wie das Zungenbein selbst, und beinahe schon knorpelartig, jedoch nicht wirklich schon knorpelig, hat einen etwas grösseren Umfang, als das zweite oder mittlere, und besitzt beinahe die Gestalt einer kurzen Birne. Sein oberes dickeres Ende hängt zwar noch am Schlusse dieser Periode mit dem Seitenrande der Belegungsmasse des Kopfstückes der Wirbelsaite zusammen, jedoch weit loser, als früher und ist vielleicht hauptsächlich in Folge seiner Anschwellung mehr nach aussen gerückt, so dass es mit der unteren Seite der Ohrkapsel oder dem künftigen knöchernen Labyrinthe in Berührung gekommen ist. Ja genau angegeben befindet sich dasselbe in eine kleine flache und ihm entsprechende Vertiefung oder Einbucht dieser Kapsel etwas eingesenkt, und ist durch Bildungsgewebe auch mit ihm verbunden. Dieses oberste Stück wird in der folgenden Periode, wie ich weiterhin zeigen werde, zu dem alleinigen Gehörknöchelchen, zu der sogenannten Columella und dem Operculum der Natter. Hier aber möge noch die Bemerkung gemacht sein, dass ich selbst am Schlusse der zweiten Periode noch kein Fenster an der Gehörkapsel, das durch jene Andeutung der Columella verschlossen gewesen wäre, habe auffinden können. Zufolge der höchst wertvollen Untersuchungen Reicherts, die mich veranlasst haben, die Entwicklung der Schlundbogen der Natter mit der gespanntesten Aufmerksamkeit zu verfolgen, soll sich auch bei den Vögeln die Columella, und bei den Säugetieren der ihr entsprechende Steigbügel aus dem obersten Teile eines im zweiten Schlundbogen entstandenen knorpelartigen Streifens bilden, wo bei ihnen aber dieser Streifen ursprünglich entsteht, darüber scheint Reichert in Ungewissheit geblieben zu sein."

Die Entwicklung während der dritten Periode, d. h. der Zeit zwischen dem gänzlichen Verschwinden der Schlundöffnungen bis zu der Färbung der Hautbedeckung beschreibt Rathke (Nr. 5, p. 128) wie folgt. (Der an Umfang ansehnlich zunehmende Embryo bekommt unterdessen eine Länge von $4^{1}/_{2}$ bis 5 Zoll.)

„Der aus verdichtetem körnigen Gewebe bestehende Streifen, welcher bei jüngeren Embryonen in der Schiene des zweiten Schlundbogens vorgefunden wird, gibt gleichfalls seine Verbindung mit der Belegungsmasse der Wirbelseite auf, und kommt in einiger Entfernung hinter dem des ersten Bogens mit der Ohrkapsel in Berührung, sei es nun, indem er zu ihr ohne weiteres hinwandert, oder indem er einen kleinen Fortsatz, den er etwa hervortreibt, zu ihr hinsendet, was ich nicht zu entscheiden vermag. So wie er aber mit der Ohrkapsel in Berührung gelangt ist, sondert er sich in zwei ungleich lange Hälften, in eine obere kürzere, und in eine untere viel längere, die beide späterhin sogar weit auseinander weichen. Die obere gewinnt zuvörderst die Form einer kurzen Birne oder eines Kolbens, und ihr nach oben gekehrtes dickeres Ende wird von einem kleinen Teile der Ohrkapsel so umwachsen und umfasst, dass sie an dieser Kapsel in einer Grube zu liegen kommt, in deren Tiefe alsdann das Ohrfenster gebildet wird. Nachher nimmt der erwähnte Teil, der sich nun schon als das Gehörknöchelchen (die Columella oder das Säulchen samt ihrem Operculum) ankündigt, nicht unbedeutend an Länge zu, und wandelt sich in einen dünnen und mässig langen Körper um, der die Form eines mit einem kleinen rundlichen Kopfe versehenen Nagels besitzt, und gegen sein dünneres Ende ein wenig gekrümmt ist. Während diese Umänderung an ihm vorgeht, wird das Quadratbein an der Ohrkapsel immer weiter nach hinten geschoben, so dass es nach einiger Zeit das Gehörknöchelchen von aussen bedeckt. Wie dies geschehen ist, wächst das nach unten und aussen gerichtete Ende des Gehörknöchelchens gegen das Quadratbein hin und verbindet sich mit dessen hinterm Rande unfern des oberen Endes desselben. Nach erfolgter Verbindung aber verlängert es sich noch immermehr, indes das Quadratbein noch weiter nach hinten rückt, wächst diesem also gleichsam nach, und nimmt dabei die oben erwähnte Krümmung an. Mit Ablauf der dritten Periode wird dann endlich, weil das Fortrücken des Quadratbeins noch keinen Stillstand erlangt hat, das Gehörknöchelchen aber nicht mehr in gleichem Maße ihm nachwächst, aus der Substanz, die sie beide untereinander vereinigt, ein sehr kurzes Band ausgesponnen, das in der folgenden Periode noch mehr an Länge zunimmt, und dann auch deutlich eine fibröse Beschaffenheit bemerken lässt. Inzwischen ändert sich die Form

des Gehörknöchelchens abermals, und das in der Art, dass der rundliche Kopf des Nagels, den dieser Körperteil jetzt darstellt, sich abplattet, um die Form einer Scheibe anzunehmen. So erscheint denn das Gehörknöchelchen zuletzt als ein Nagel, der mit einem ziemlich grossen scheibenförmigen Kopfe versehen ist.

Die andere oder untere Hälfte des gallertartig-sulzigen Streifens, der sich in der Schiene des zweiten Schlundbogens gebildet hatte, nimmt einen einfachern Entwicklungsgang, und wandelt sich zu einer Seitenhälfte des bei der Natter so höchst einfachen Zungenbeines um. An Länge sehr beträchtlich zunehmend, gewinnt sie doch nur wenig an Dicke, und erscheint am Ende dieser Periode als ein langer, dünner, rötlicher Knorpelfaden. Anfangs ferner parallel dem Meckel'schen Knorpel und fast senkrecht gestellt, nimmt sie mehr noch, als dieser, eine schräge Stellung an, indem sie das künftige Gehörknöchelchen, mit dem sie urprünglich ein Ganzes ausmachte, verlässt, und mit ihrem oberen Ende immer weiter erst nach hinten rückt, darauf aber sich nach unten herabsenkt. So geschieht es denn, dass dieser Teil dem gleichen Teile der anderen Seitenhälfte auch hinten immer näher rückt, und zuletzt ganz horizontal zu liegen kommt. Beide Hälften des Zungenbeines sind am Ende der dritten Periode schon so gelagert, wie man sie bei der erwachsenen Natter findet, indem sie jetzt schon einander parallel verlaufen, einen nur geringen Zwischenraum zwischen sich lassen, und unter der Luftröhre ihre Lage erhalten haben."

Von dieser Beschreibung Rathkes geht als das Hauptergebnis hervor, dass das ganze Gehörknöchelchen der Ringelnatter, d. h. sowohl seine im ovalen Fenster liegende Fussplatte oder Operculum wie sein langer, schmaler Stiel, d. h. die Columella im engeren Sinne als ein einheitliches Stück aus dem obersten Teil des Hyoidbogens sich entwickelt und dass dieser Bogen in früheren Stadien mit der Belegungsmasse des Kopfstückes der Chorda zusammenhängt.

Vierzig Jahre später, d. h. im Jahre 1879, hat Parker (No. 6) die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Struktur und Entwicklung des Schädels der Ringelnatter veröffentlicht. Seine Ergebnisse weichen in verschiedenen Punkten von den Rathke'schen ab. Ich werde deshalb aus den Beschreibungen Parkers von den verschiedenen Entwicklungsstadien die

betreffenden Teile herausholen und wörtlich wiedergeben. Die von Parker angeführten englischen Längenmaße werde ich nebenbei zu Millimetern überführen.

Stadium I. Ringelnatterembryo von 19 mm totaler Länge.

(p. 389). „Die zweiten post-oralen oder Hyoidfortsätze sind grösser als die branchialen, und jeder hat oben eine dicke Wurzel; dieser fächerförmige „Ursprung“ umfasst die ganze untere Fläche der Ohrkapsel.“

Stadium II. Embryo von 25,4 mm Länge.

(p. 392). „Der nächste oder Hyoidbogen ist nun verhältnismässig viel schmäler und gleich den drei übrigen — denn es gibt nun drei Branchialbögen — ist er nach vorne gekrümmt . . . In dem schmalen Hyoidbogen tritt oben ein wenig Knorpel auf, aber die drei übrigen Bögen bleiben membranös, und sie sind nun in ihrer höchsten Entwicklung. Im ersten Stadium wurde die Ohrkapsel vom Fuss des Hyoidbogens umfasst und also traten die Anlagen des siebenten und neunten Hirnnerven in bedeutender Entfernung von einander auf. Nun ist diese Entfernung sehr angewachsen, denn der Hauptast des N. facialis zieht sich zum Vorderteil des Hyoidbogens, hinter der Hyomandibularspalte versteckt, also ist der Raum zwischen diesen Nerven grösser als der lange Durchmesser der sich vergrössernden, eiförmigen Ohrkapsel. Diese Kapsel ist nun von der Haut gut bedeckt; die Entfernung vom Auge ist gross.“

Stadium III. Embryo von 44,4 bis 57 mm Länge.

(p. 396). „Hinter diesem einwachsenden Beutel gibt es eine Öffnung, und an dem quer über dieser Öffnung gespannten Häutchen ist der kleine Hyoidknorpel befestigt; der membranöse Raum ist die Fenestra ovalis, aus der hyoidalen Anlage entwickelt sich die Columella.“ (p. 398). „Der Hyoidbogen hat Knorpel nur in seinem oberen Drittel; dieser ist ein rippenähnliches Stück mit einem abgerundeten Kopfe, einem soliden Tuberculum und einem sichelförmigen Stiel, dessen Konvexität nach hinten gekehrt ist. Der hintere Rand hat unten einen Kamm, welcher nahe daran ist, sich vom Hauptteil zu trennen. Das Capitulum ist am Häutchen der Fenestra ovalis befestigt, welches in ununterbrochener Folge mit der rippenähnlichen Stange zu verknorpeln

anfängt. Die Bedeutung dieser Teile wird im nächsten Stadium deutlich."

Stadium IV. Embryo von 63,5 bis 76,2 mm Länge.

(p. 399). „Der kleine Hyoidknorpel zieht nun nach unten und hinten, und das „Tuberculum" ist hinter dem „Capitulum"; beide sind an der Stapedialplatte befestigt, und die ganze Struktur ist knorpelig: das ist die Columella. Der schmale hintere Rand des Hyoidknorpels ist nun abgetrennt als ein herzförmiges Stylohyale . . . Das Quadratum dreht sich auf dem Gelenkteil der Mandibula mittels eines Condylus, ähnlich dem des Humerus für die Ulna; es bildet mit ihr einen stumpfen und dann einen spitzen Winkel. Der eingehende Winkel dieses Gelenkes bildet das Maul, welcher immer weiter nach hinten rückt; ein Deckknochen, das Squamosum, schiebt sich zwischen das Quadratum und den Schädel hinein."

Stadium VI. Erwachsener Ringelnatterembryo von 165 mm Länge.

(p. 406). „Die Verlängerung des riesigen Mandibularbogens nach hinten hat ihn an der Hyoidanlage vorbei gedrängt; das ist die Ursache der eigentümlichen Lage des Stylohyale und der Columella an der inneren Seite des Quadratum. Der dritte Ast des fünften Hirnnerven, der N. facialis und die Columella nehmen dieselbe Richtung nach hinten an, als ein Correlat zu der extremen Richtung des Maules nach hinten. Trotz der unbedeutenden Grösse des Hyoidbogens, ist er in die zwei normalen Stücke segmentiert worden; die Columella (mit Ausnahme der Stapedialplatte) entspricht dem Hyomandibulare, während das Stylohyale der oberste Teil des bekannten Styloceratohyalbogens ist. Der wahre stapediale Teil dieser zusammengesetzten Columella hat einen beinahe geraden hinteren Rand, während der vordere Rand gut gekrümmt ist: ihre innere Fläche ist ausgehöhlt. Der Stiel ist leicht S-förmig gekrümmt; das letzte Drittel ist unverknöchert: das ist der „extra-stapediale Teil" und er hat keinen suprastapedialen Sporn. Die Form des ursprünglichen Stäbchens ist kaum geändert, aber die Richtung ist nach hinten, anstatt nach vorn zu: der capituläre Teil ist nach unten und vorwärts, der tuberculäre nach oben und hinterwärts. Es gibt weder eine deutliche Membrana noch ein Cavum tympani und das Stylohyale klebt nun an der Columella. Dieses Element (d. h. das Stylohyale)

ist nierenförmig und sein mittlerer und konvexer Teil ist mit einer krustenartigen ectostealen Platte bedeckt: diese und der extra-stapediale Teil sind zwischen Schädel und Quadratbein eingeklemmt."

Stadium VII. Eine sechs Wochen alte Natter, 195 mm lang.

(p. 407). „Nachdem Professor Huxley mir mitgeteilt hatte, dass es Knorpel in den distalen Teilen der hyoidalen oder lingualen Gegend der Natter gab, habe ich diesem (sowohl in den früheren Stadien als bei dem erwachsenen Tiere) eifrig nachgeforscht: das Resultat war negativ."

Stadium VIII. Erwachsene Ringelnatter.

(p. 415). „Von dem Hyoid- oder zweiten postoralen Bogen kann ich nur zwei Rudimente finden, und diese haben ihre Unabhängigkeit verloren; das vordere — obere oder hyomandibulare Element ist nun der winzige columellare Stachel auf der ovalen stapedialen Platte. Das andere oder hintere — untere Stück ist gezehrt und unnütz; es ist mit der inneren Fläche des Quadratum, gegen die Hinterseite des oberen Drittels, anihylotisch verbunden. Das ist alles, was von dem Styloceratohyalbogen übrig geblieben ist; wenigstens ist es mir nicht gelungen, einen Knorpel in der distalen oder lingualen Gegend zu finden.

Während also nach Rathke das ganze Gehörknöchelchen sich aus dem Zungenbeinbogen entwickelt, sind nach Parker hinsichtlich der Entwicklung zwei verschiedene Teile zu unterscheiden. Die stapediale Platte oder das Operculum anderer Autoren entwickelt sich aus dem Häutchen, das quer über das ovale Fenster gespannt ist, während der übrige Teil, der Stiel oder die Columella im engeren Sinne, von dem obersten Teil des Zungenbeinbogens seinen Ursprung nimmt. Diese Teile verknorpeln jedoch kontinuierlich. Von demselben Bogen trennt sich noch ein nierenförmiges Knorpelstück, das Stylo-hyale, ab. Nach Rathke steht der genannte Schlundbogen in frühen Stadien mit der Belegungsmasse der Kopfchorda in Verbindung; Parker erwähnt ein solches Verhältnis nicht, nach ihm umfasst er mit einer dicken Wurzel die ganze untere Fläche der Ohrkapsel. Der von Rathke beschriebene unterste und grösste Teil des Bogens, welcher zu der einen Seitenhälfte des Zungenbeines sich

entwickelt, hat Parker im knorpeligen Zustande nicht finden können.

Nur diese zwei Forscher haben sich meines Wissens mit Untersuchungen über die Entwicklung des Gehörknöchelchens bei den Schlangen beschäftigt.

Zuletzt mag noch hinzugefügt werden, dass C. K. Hoffmann (Nr. 2, p. 2016) sich in der vorliegenden Frage folgenderweise äussert: „Aus der Entwicklungsgeschichte geht mit voller Deutlichkeit hervor, dass das einzelne Gehörknöchelchen der Reptilien — oder ich will lieber sagen der Saurier, denn nur diese habe ich darauf genauer untersucht —, man möge daselbe nun „Columella“ oder „Stapes“ nennen, aus zwei ganz verschiedenen Teilen besteht. Das eine, proximale und bei weitem grösste Stück ist nichts anderes als ein Teil des knorpeligen resp. knöchernen Labyrinths selbst, der ohne jemals seine Continuität mit dem übrigen Labyrinth zu verlieren, bei der geweblichen Differenzierung mit demselben in bewegliche Verbindung tritt, während das kleinere, distalwärts gelegene Stück, welches mit dem Paukenfell sich verbindet, ein Abgliederungsprodukt des zweiten Kiemenbogens oder des Zungenbeinbogens bildet. Wie beide Stücke im ausgebildeten Zustande sich zu einander verhalten, ob sie bei der einen Gattung vollständig mit einander verwachsen, bei der anderen dagegen mehr oder weniger deutlich als zwei verschiedene Teile gesondert bleiben, wird die vergleichende Anatomie genauer festzustellen haben. Deutlichkeitshalber werde ich das proximale, von dem knorpeligen resp. knöchernen Labyrinth gelieferte Stück als „Otostapes“, das von dem Hyoidbogen abgegliederte Stück als „Hyostapes“, das ganze Knöchelchen als „Stapes“ bezeichnen.

Dann gibt der genannte Autor eine Beschreibung von der Entwicklung des so zusammengesetzten Gehörknöchelchens (p. 2017—2019). Obgleich diese Beschreibung sich hauptsächlich auf die Verhältnisse bei den Sauriern bezieht, werde ich jedoch hier die Hauptpunkte anführen, um später an geeigneten Stellen einige Einzelheiten davon zum Vergleich mit meinen eigenen Ergebnissen aufzunehmen.

Wenn ich die Ansicht Hoffmanns mitrechne, obgleich sie sich nicht auf eigene Untersuchungen des Autors von Schlangenembryonen, sondern nur auf Analogie-Schlüsse gründet, gibt es

also drei verschiedene Ansichten von der Herkunft des Gehörknöchelchens bei den Schlangen. Nach der Beobachtung Rathkes entsteht es im Ganzen aus dem obersten Teil des Zungenbeinbogens; nach Parker entwickelt sich aus dem genannten Bogen nur der Stiel in seiner ganzen Länge, die scheibenförmige Fussplatte aber aus dem Häutchen des ovalen Fensters, durch Verknorpelung desselben; nach der Hypothese von Hoffmann (Nr. 2. p. 2017) leitet die Fussplatte und der grössere Teil des Stieles seinen Ursprung von einem distalwärts wachsenden Fortsatze des Blastems der Ohrkapsel, noch bevor dieses Blastem irgend eine Spur von Knorpelbildung zeigt, während der Zungenbeinbogen gleichzeitig proximalwärts einen viel kleineren Fortsatz absendet, der dem soeben genannten entgegenwächst und mit ihm verwächst, aber so, dass die Grenzen beider Stücke auch in den spätern Entwicklungsstadien noch deutlich zu sehen sind . . . . „Wenn die erste Knochenbildung in dem knorpeligen Labyrinth und in dem proximalen Teil des Otostapes aufzutreten anfängt, verschmelzen Otostapes und Hyostapes so vollständig mit einander, dass es sehr schwierig ist, die Grenze beider Teile angeben zu können."

Welche von den drei oben erwähnten Ansichten für meine Untersuchungsobjekte die zutreffende ist, werde ich in der folgenden Darstellung auseinanderzusetzen versuchen. Ich möchte schliesslich hinzufügen, das Gustaf Retzius (Nr. 7) in seinem grossartigen Werke „Das Gehörorgan der Wirbeltiere", eine geschichtliche Darstellung von der Entwicklung unserer Kenntnisse in Betreff des Gehörorgans der Schlangen gibt; eigene Untersuchungen in der mich interessierenden Frage hat er aber nicht gemacht.

Nach diesem Blicke auf den gegenwärtigen Stand der Columellafrage bei den Schlangen, schreite ich dazu meine diesbezüglichen Untersuchungen mitzuteilen. Ich gebe zuerst nebst der Photographie des Embryos einige wenige Daten zur Charakteristik der äusseren Form desselben, soweit es mir möglich gewesen ist, dies zu tun durch blosses Beschauen der mir zugänglichen, gehärteten Embryonen, dann wird eine Darstellung der bei der mikroskopischen Durchmusterung der Präparate gemachten Beobachtungen folgen, danach die Beschreibung des zugehörigen

Modells, wenn ein solches von dem fraglichen Stadium angefertigt worden ist, endlich eine kurze Zusammenfassung der bemerkenswertesten Beobachtungen.

Um eine annähernde Vorstellung von der Länge der Ohrkapsel in sagittaler Richtung zu geben, werde ich für jede Serie die Zahl derjenigen Schnitte, in welchen noch etwas von diesem Organ zu sehen ist, anführen. Die Dicke aller Schnitte ist, wie oben angegeben, gleich 15 μ.

Zur Bestimmung der Richtung oder der gegenseitigen Lage der verschiedenen Teile werde ich mich hauptsächlich folgender Adjektive oder ihrer Zusammensetzungen bedienen, nämlich oral und caudal um die Lage auf der sagittalen, dorsal und ventral auf der senkrechten, medial und lateral auf der transversalen Linie zu bezeichnen.

Dann möchte ich noch bemerken, dass ich mich bei der Beschreibung der Serien auf die Teile, die mit dem Gehörorgan in naher Beziehung stehen, einschränken muss, schon aus dem Grunde, weil die Mehrzahl meiner Serien nur die Ohrgegend umfasst.

Es bleibt mir noch übrig meine Auffassung von den verschiedenen Entwicklungsstadien des Knorpelgewebes und der diesbezüglichen Nomenclatur darzustellen. Ich unterscheide folgende Formen:

1. Bildungsmasse oder Blastem.

Die Zellen sind dicht aneinander gedrängt, ihre Grenzen nur schwer sichtbar, ihr Protoplasma an Menge sehr gering. Die Kerne rund oder oval, intensiv färbbar, füllen die Zellen zum grössten Teil aus. Interzellularsubstanz nicht vorhanden. Als Ganzes betrachtet kann das Gewebe schon durch seine viel stärkere Farbe von dem umgebenden embryonalen Bindegewebe leicht unterschieden werden.

2. Vorknorpel oder Chondroblastem.

Die Zellen von polygonaler Form, ihr Zellkörper ein wenig grösser als im vorigen Stadium, ihre Grenzen nunmehr deutlich sichtbar. Die Kerne gross und oval. Eine Interzellularsubstanz, die mit der beschriebenen Färbungsmethode eine strohgelbe Farbe annimmt, ist schon vorhanden. Zwischen diesem Stadium und dem vorigen gibt es ein Übergangsstadium: das Gewebe zeigt

zahlreiche Kerne, die in einer gelblich schimmernden Grundsubstanz eingebettet zu liegen scheinen; die Zellgrenzen sind aber nicht wahrnehmbar.

3. Jungknorpel oder reifer, embryonaler Knorpel.

Die Zellen sind viel grösser als im vorigen Stadium, sie zeigen ein helles, bläschenförmiges Aussehen; der Zellkörper ist durchsichtig, das körnige Protoplasma an Menge gering. Die Form der Kerne ist zum grössten Teil rund oder oval, eine kleinere Zahl jedoch unregelmässig geformt, eckig, wie geschrumpft aussehend. Die Zellgrenzen sind sehr deutlich. Eine Interzellularsubstanz ist vorhanden, an Menge jedoch sehr wechselnd.

Serie I.

Das Äussere des Embryos.

Die Länge des in mehreren ungleich grossen Windungen zusammengerollten Embryos beträgt in diesem Zustande, vom Scheitelhöcker bis zur Schwanzspitze gerechnet, 10 mm. Im Innern der Augenblase ist ein weisslicher, zentraler Körper, die Linse, sichtbar. Der Unterkiefer ist wenig entwickelt; seine Länge beträgt etwa ein Viertel der Strecke vom Mundwinkel zur Schnauzenspitze. Die Thränen-Nasenfurchen sichtbar. Keine äusseren Schlundfurchen sind zu sehen. Die Anlagen der hinteren Gliedmassen erscheinen als sehr kleine, warzenförmige Bildungen.

Beschreibung der Schnittserie.

Wenn man die Zahl der Schnitte vom ersten Auftreten des Labyrinthanhanges in der Serie bis zum Verschwinden der Labyrinthblase berücksichtigt, umfasst das Gehörorgan in diesem Stadium 60 Schnitte.

In der Mitte zwischen der lateralen Körperwand und der Seite des Hinterhirns treten die Querschnitte zuerst des Labyrinthanhanges, dann der epithelialen Labyrinthblase hervor. Sie liegen in Mesenchymgewebe eingebettet. Dieses wird caudalwärts in der Umgebung der Labyrinthblase allmählich dichter und erscheint deshalb stärker gefärbt, was zuerst an der ventralen, dann an der lateralen, wenig aber an der medialen Seite der Labyrinthblase zum Vorschein kommt. Die Labyrinthblase zeigt die Anlagen der häutigen Bogengänge. In der nächsten Umgebung derselben treten folgende Organe hervor. Zuerst erscheint ventral von

der Labyrinthblase der mächtig entwickelte N. trigeminus, welcher in zwei dicke Stränge zerfällt, die aus sehr dicht aneinander gedrängten Nervenzellen zusammengesetzt sind. Der eine Strang, die Anlage des Ramus ophthalmicus, verläuft gegen die mediale Seite des Auges, der andere, der sich wieder in zwei Äste gliedert, einen kleineren, den Ramus supramaxillaris, und einen viel grösseren, den Ramus inframaxillaris, kann caudalwärts eine lange Strecke weit verfolgt werden. Dann erscheint an der medialen Seite der Labyrinthblase das Ganglion acustico-faciale, welches sich weiter nach hinten in zwei deutlich getrennte Teile, das Ganglion faciale oder geniculi und das Ganglion acusticum spaltet. Der das Ganglion faciale fortsetzende Nervenstamm gliedert sich unmittelbar in zwei Äste, von denen der dorsalwärts gelegene das kurz nach der Teilung auftretende Columella - Blastem caudalwärts begleitet, der ventrale Ast aber zwischen der A. carotis interna (?) und der ersten, inneren Schlundspalte ventralwärts verläuft. Diese Äste bilden, wie die Untersuchung älterer Embryonen zeigt, die zwei Hauptstämme des N. facialis, dieser den vorderen Hauptstamm, Ramus palatinus, jener den hinteren Hauptstamm. Lateral von der A. carotis liegt eine überaus grosse Vene, wahrscheinlich die V. jugularis.

Im siebenten Schnitte (Fig. 1), vom caudalen Ende der Labyrinthblase gerechnet, bemerkt man zwischen diesem und der eben genannten Vene, dicht dorsalwärts vom Querschnitte des hinteren Facialisstammes, eine kreisrunde, dichte Anhäufung von Blastemzellen, welche ich unbedenklich als die erste Anlage des Gehörknöchelchens oder der Columella bezeichnen kann, weil sie eine vollkommen gleichartige Lage zu den genannten Gefässen und Nerven einnimmt, wie die Columella in späteren Entwicklungsstadien. Die fragliche Blastem-Anhäufung bildet eine deutliche Einbuchtung in der unmittelbar lateral davon gelegenen Wand der Vena jugularis, wie die Figur 1 zeigt. Auf der gegenüberliegenden Seite der genannten Vene sieht man als die erste Anlage des Meckelschen Knorpels eine ovale Blastemmasse, die dem Kieferbogen angehört. In diesem Schnitte beginnt nämlich lateral von der A. carotis interna auch die erste, innere Schlundspalte hervorzutreten. Sie gelangt in diesem Stadium zum deutlichen Durchbruch nach aussen mittels einer sehr engen und kurzen, röhrenförmigen Öffnung.

In dem Maße wie die Labyrinthblase caudalwärts sich verjüngt, hebt sich die Columella-Anlage von dem umgebenden, dichten Mesenchymgewebe schärfer ab. Nach dem gänzlichen Verschwinden der Labyrinthblase kann man die in Rede stehende, runde Blastemmasse noch in etwa 16 Schnitten verfolgen; die Abgrenzung von den umgebenden Teilen wird jedoch allmählich undeutlicher, bis sie endlich dorsal von dem lateralen Ende der ersten Schlundspalte gänzlich aufhört.

Verfolgt man mit der gespanntesten Aufmerksamkeit, unter Benutzung mittelstarker Vergrösserung, wenigstens Zeiss Obj. C., Ok. 2, den weiteren Verlauf des hier sichtbaren Teils des hinteren Hauptstammes des N. facialis, welcher, wie gesagt, das Columella-Blastem begleitet, so kann man schon in dieser Serie beobachten, wie der fragliche Nerv, sieben Schnitte caudalwärts von der Labyrinthblase, einen feinen Zweig abgibt, der sich caudalwärts von der feinen äusseren Öffnung der ersten Schlundspalte, allmählich in den Kieferbogen hineinzieht, um sich dicht an die mediale Seite des hier befindlichen Blastems anzulegen und mit ihm ventralwärts zu verlaufen, während der übrige Teil des fraglichen Nerven im Zungenbeinbogen verbleibt und hier, von einer Blastemmasse umgeben, eine lange Strecke caudalwärts verfolgt werden kann. Den zuerst beschriebenen Facialiszweig fasse ich als die Chorda tympani oder einen ihr bei den niederen Wirbeltieren entsprechenden Nerven auf.

Der Kopfteil der Chorda dorsalis ist in diesen 60 Schnitten nicht sichtbar, sondern erscheint erst 20 Schnitte weiter caudalwärts.

In diesem Stadium ist nirgends eine Spur von Knorpelbildung zu sehen. Die Augen-Linse ist entwickelt. Zwischen dem vorderen Linsenepithel und den Linsenfasern ist nur ein kleiner Spaltraum übrig.

—

Die wichtigsten von den obigen Beobachtungen fasse ich noch in folgende Sätze zusammen.

1. Die Blasteme der Columella und des Meckelschen Knorpels treten in diesem Entwicklungsstadium zu gleicher Zeit auf, durch die V. jugularis und dann durch die erste Schlundspalte von einander getrennt.

2. Die Lage des Columella-Blastems wird dadurch gekennzeichnet, dass es von dem hinteren Hauptstamme des N. facialis und von der V. jugularis begleitet wird und zugleich medial von der genannten Vene liegt.
3. Die Chorda tympani oder der ihr homologe Facialiszweig lässt sich in dieser Serie, bei aufmerksamer Durchmusterung der letzten Schnitte der Serie, beobachten.

Serie II.

Das Äussere des Embryos.

Die Länge des zusammengerollten Embryos beträgt, vom Scheitelhöcker zur Schwanzspitze gerechnet, etwa 10 mm. In den grossen Augenblasen sind die Linsen deutlich erkennbar. Die Thränen-Nasenfurchen nicht sichtbar. Der vordere Rand des Unterkiefers erreicht etwa eine senkrechte Linie, die man sich durch den vorderen Rand der Augenblase gezogen denkt. In dem halboffenen Munde bemerkt man die Zunge. Die äusseren Schlundfurchen nicht sichtbar. Die Anlagen der hinteren Extremitäten erscheinen beiderseits als kleine, warzenförmige Vorsprünge, die ein wenig grösser sind als im vorigen Stadium.

Beschreibung der Serie.

Das Gehörorgan umfasst in diesem Stadium 66 Schnitte.

Die Verhältnisse sind hier im wesentlichen dieselben wie in der vorigen Serie. Die epitheliale Labyrinthblase liegt in embryonales Bindegewebe eingebettet, umgibt sich aber caudalwärts nach und nach mit einer Kapsel von rundlichen Blastemzellen. Zwischen den die Bogengänge bildenden Ausstülpungen der epithelialen Blasenwand bemerkt man stellenweise eine schwach gelblich gefärbte, strukturlose Masse, welche grosse Ähnlichkeit mit der Grundsubstanz des Gallertgewebes zeigt und möglicherweise von dem embryonalen Bindegewebe durch Schwund der spärlichen Zellen entstanden ist.

Hinsichtlich der umgebenden Organe ist folgendes zu bemerken.

Der N. trigeminus teilt sich bei dem Austritt aus der dritten Hirnblase in zwei Äste, von denen der eine als ein überaus dicker und zellenreicher Nervenstrang gegen den hinteren Pol des Auges verläuft, der andere Ast aber bildet zuerst ein voluminöses Ganglion, aus welchem dann zwei Nerven hervorgehen, ein kleinerer

zum Oberkiefer, ein grösserer zum Unterkiefer. Es sind die früher erwähnten Rami supra- und infra-maxillaris. Das Ganglion, aus welchem diese Äste hervorgehen, werde ich von jetzt ab „das zweite Trigeminus-Ganglion" benennen, um es von dem Ganglion ophthalmicum des ersten Astes zu unterscheiden.

Die Ganglien des N. acusticus und des N. facialis sind auch hier oralwärts verschmolzen, trennen sich aber caudalwärts von einander, indem der von dem gemeinsamen Ganglion heraustretende Facialis-Stamm sich ventro-lateralwärts zur äusseren Seite der Blastemkapsel zieht und hier ein neues Ganglion durchläuft, welches das besondere Ganglion faciale oder geniculi darstellt. Seine Hauptäste verhalten sich wie in der vorigen Serie. Auch in dieser Serie kann man deutlich beobachten, wie der hintere Facialis-Stamm einen feinen Zweig abgibt, der längs der Innenseite der Anlage des Meckelschen Knorpels ventralwärts verläuft, während der übrige Teil des Nerven, von einem dicken Blastemring umgeben, seinen Lauf weiter caudalwärts fortsetzt.

Wie in der vorigen Serie erscheint auch hier neben der ventro-lateralen Wand der Labyrinthblase, nahe dem caudalen Ende derselben, zwischen diesem und der V. jugularis, eine dichtere Blastemmasse, die sich allmählich von dem umgebenden Gewebe absondert und einen gelblichen Farbenton annimmt, was auf einen beginnenden Übergang in das Vorknorpelstadium hindeutet. Caudalwärts vom hinteren Ende der Labyrinthblase erblickt man sie noch in etwa 12 Schnitten als eine freie, kreisrunde Bildung, welche vom hinteren Facialis-Stamme während ihres ganzen Verlaufes begleitet wird.

In der nächsten Umgebung dieses Columella-Blastems habe ich folgende Erscheinung wahrgenommen, die ich der Erwähnung wert erachte, obwohl ich sie in keiner der übrigen Serien wiedergefunden habe.

In dem Maße nämlich wie sich das Columella-Blastem vom übrigen Labyrinth-Blastem abzusondern beginnt, schiebt sich zwischen beide ein Ring von grossen, mononucleären Zellen, wahrscheinlich Leukocyten, deren Zelleiber von verhältnismässig grossen Körnern vollgepropft sind. (Fig. 2 und 3.) Die fraglichen Zellen sind viel grösser als die umgebenden Blastemzellen, die Körner haben aus der Lösung von Bleu de Lyon den blauen Farbstoff aufgenommen; zwischen ihnen liegt eine Anzahl kleinerer,

goldglänzender Körnchen, welche mir als Teilchen zerfallener Kerne vorkommen, denn eben diese goldglänzende Farbe habe ich an vielen kompakten und geschrumpft aussehenden Kernen wahrgenommen. Ähnliche Körnchen-Zellen findet man auch in der unmittelbar lateral gelegenen V. jugularis und kann stellenweise die Einwanderung derselben in das benachbarte Gewebe verfolgen.

Welche besondere Aufgabe diesen Zellen zukommt, kann ich nicht entscheiden. Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob das Auftreten dieser granulaführenden Zellen nur in diesem Entwicklungsstadium ein Zufall ist, d. h. in keinem causalen Zusammenhang mit dem Abtrennen des Columella-Blastems steht, oder ob vielleicht ein solcher Zusammenhang besteht und welcher Art er in diesem Falle wäre. Anfänglich schien mir die Vermutung am nächsten zu liegen, dass diese granulaführenden Zellen bei dem Abtrennen des ins Vorknorpelstadium übergehenden Columella-Blastems vom übrigen Labyrinth-Blastem auf irgend einer Weise wirksam wären, möglicherweise so, dass sie eine phagocytische, d. h. in diesem Falle eine formbildende oder modellierende Tätigkeit ausübten. Diese Annahme könnte zwar eine Antwort auf die Frage geben, wie sich die Columella-Anlage vom übrigen Labyrinth-Blastem abtrennt, aber der Umstand, dass ich nur in dieser Serie die in Rede stehenden Zellen beobachtet habe, obgleich ich andere ziemlich nahe stehende Entwicklungsstadien untersucht habe, macht es mir jedoch schwer an einer solchen Hypothese festzuhalten. Wenn man aber nicht annehmen wollte, dass die fraglichen Zellen irgend einen Stoff, z. B. Teilchen zu Grunde gegangener Zellen, aus dem Gewebe wegführen, könnte man sich noch die Möglichkeit denken, dass sie etwas dem Gewebe zuführen, was zur Umbildung oder Entwicklung desselben dient; aber auch mit dieser Annahme steht man auf einem schwankenden Boden.

Es bleibt mir also nichts anderes übrig, als diese vereinzelte Beobachtung hier mitzuteilen, in der Absicht die Aufmerksamkeit derjenigen Forscher, die sich mit Untersuchungen dieser Art beschäftigen, auf ähnliche Erscheinungen zu lenken; die Deutung aber muss ich der Zukunft überlassen. Dass dieses Bild meine Aufmerksamkeit in hohem Grade gefesselt hat, ist hauptsächlich der vortrefflichen Färbungsmethode zuzuschreiben, ohne welche ich es wahrscheinlich übersehen hätte.

Am latero-ventralen Umfange des verlängerten Markes beginnt das Blastem eine gelbliche Farbe anzunehmen, was caudalwärts nach und nach deutlicher wird. Diesen Übergang des Blastems ins Vorknorpelstadium beobachtet man auch im Innern des Kieferbogens. Hier tritt nämlich caudalwärts von der Labyrinthblase ein gelbschimmernder, von einem roten Blastemkranz umgebener Fleck — der Querschnitt des künftigen Meckelschen Knorpels — auf; je weiter caudalwärts um so deutlicher wird dieser Knorpel. Kurz vor dem Auftreten desselben kann man auch im Blastem des Kieferbogens granulaführende Zellen derselben Art, welche ich soeben bei der Columella-Anlage beschrieben habe, beobachten. Dazu bemerkt man noch eine lebhafte Kernteilung in den Blastemzellen.

Die erste innere Schlundspalte gelangt in diesem Stadium nicht mehr zum Durchbruch nach aussen. Der Spaltraum im Innern der Linse ist verschwunden.

Als die wichtigsten Beobachtungen aus diesem Stadium sind folgende zu erwähnen:

1. In der nächsten Umgebung der Columella-Anlage treten granulaführende Zellen auf.
2. Das Blastem fängt stellenweise an ins Vorknorpelstadium überzugehen.

Serie III.

Das Äussere des Embryos.

Dieser Embryo gehört der Gattung Tropidonotus natrix an. Nach den makroskopischen Verhältnissen zu urteilen, scheint er beinahe demselben Entwicklungsstadium anzugehören wie der vorige Embryo, weshalb ich auf die hier gegebene Darstellung hinweisen kann.

Beschreibung der Serie.

Das Gehörorgan umfasst etwa 75 Schnitte. Die epithelialen Labyrinthblasen sind beiderseits von dicken, gelblich schimmernden Blastemkapseln umgeben. Diese zeigen im Querschnitt eine dreiseitige Gestalt. Die drei Wände derselben können als die dorsolaterale, die ventro-laterale und die mediale unterschieden werden. Die ventralen Ränder der Ohrkapseln sind durch einen zum

grössten Teil aus Vorknorpel bestehenden Bogen, welcher das Gehirn vom Schlunddarm abgrenzt, miteinander verbunden. In diesem Bogen, der einen Querschnitt zuerst des Sphenoideum basilare und dann des Occipitale basilare ausmacht, kann man den Übergang des Blastems in Vorknorpel gut beobachten. Innerhalb der Blastemkapsel sieht man teils embryonales Bindegewebe, teils die schon in der vorigen Serie erwähnte zellenlose, gelatinöse, gelblich gefärbte Substanz, welche besonders reichlich zwischen den epithelialen Ausstülpungen der Labyrinthblase vorhanden ist. Der N. trigeminus verhält sich wie in der vorigen Serie. Medial von der Labyrinthkapsel, nahe deren ventralem Rande, kommt das Ganglion acusticum zum Vorschein und bald darauf, aber weiter lateralwärts das Ganglion faciale als scheinbare Fortsetzung des zweiten Trigeminus-Ganglions. Das Ganglion faciale steht durch Nervenfäden und Zellen mit dem Ganglion acusticum in Verbindung.

Im Schnitte 35, vom caudalen Ende der Labyrinthblase gerechnet, bemerkt man, wie ein Teil der ventro-lateralen Kapselwand gegenüber der V. jugularis allmählich dicker wird und durch dichteres Anliegen der Blastemzellen sich als eine ovale Bildung vom übrigen Teil derselben Wand unterscheiden lässt. Verfolgt man sie in der Serie weiter caudalwärts, so sieht man, wie aus ihr ein langer, kegelförmiger Fortsatz hinauswächst (Fig. 4). Dieser erstreckt sich ventralwärts, längs der medialen Seite des nun zum erstenmal erscheinenden Quadratum, bis zum geschlossenen, lateralen Ende der ersten, inneren Schlundspalte; er liegt zwischen der A. carotis interna und der V. jugularis; hart an demselben liegt der Querschnitt des hinteren Facialis-Stammes.

Im Kieferbogen tritt der schöne, ovale Querschnitt des Meckel'schen Knorpels hervor; dann erscheint dicht dorsalwärts von demselben ein neues, aus Vorknorpel aufgebautes Element, das Quadratum. Jeder von diesen Knorpelquerschnitten ist von einem dichten Blastemmantel umgeben. Dann bemerkt man ventral von der Luftröhre eine dichte, gelbliche Blastemmasse, die sich bald, d. h. nach acht Schnitten, in zwei verschiedene, im Querschnitt rundliche Hälften gliedert; es ist wahrscheinlich die Anlage des Zungenbeines.

In diesem Stadium zeigt sich auch die erste Spur der Körpermuskulatur.

Nahe dem caudalen Ende der Ohrkapsel treten zwei Hirnnerven durch die knorpelige Schädelwand, zuerst ein feiner Nerv, der sich mit einem Zweige des hinteren Facialis-Stammes verbindet, der N. glossopharyngeus, dann ein dicker, von zahlreichen Nervenzellen durchsetzter Stamm, der in ein ventro-lateral gelegenes, grosses Ganglion übergeht, der N. accessorio-vagus. Einige Schnitte hinterwärts tritt durch eine mehr ventralwärts gelegene Öffnung aus dem ventralen Teile des Rückenmarks ein feiner Nerv, der N. hypoglossus.

Von den obigen Beobachtungen sind folgende hervorzuheben:

1. Die Columella erscheint hier als ein kegelförmiger Auswuchs von der ventro-lateralen Labyrinthwand. Dieses mikroskopische Bild scheint mir unzweideutig darzutun, dass, wenigstens bei der Ringelnatter, sowohl die ganze Fussplatte, als auch der Stiel der Columella ihren Ursprung aus der Blastemwand der Labyrinthkapsel leiten. Zwischen den genannten Teilen der Columella ist keine Grenze zu sehen, ebensowenig zwischen dieser und dem naheliegenden Teil der Labyrinthkapsel.

2. Das Quadratum entsteht aus dem Blastem des Kieferbogens, dorsalwärts von der Anlage des Meckel'schen Knorpels, als unmittelbare Fortsetzung desselben. Die erste Schlundspalte erstreckt sich hier nicht soweit seitwärts, dass sie eine deutliche Grenze zwischen dem ersten und zweiten Schlundbogen bildete.

3. Die Knorpelbildung tritt im Quadratum ein wenig später als im Meckel'schen Knorpel auf.

4. Ein Zusammenhang zwischen dem Blastem der Columella und der Anlage des Zungenbeins lässt sich nicht beobachten.

Serie IV.

Das Äussere des Embryos.

Die Länge des Embryos beträgt in zusammengerolltem Zustande etwa 13,5 mm. Im Munde bemerkt man die Zunge. Der Unterkiefer von etwa derselben Länge wie im vorigen Stadium. Keine äusseren Schlundfurchen sichtbar. Die Anlagen der hinteren Gliedmaßen sind von kegelförmiger Gestalt, ihre Länge etwas grösser als im vorigen Stadium. An den Seiten

der Haut bemerkt man eine Streifung der Quere nach, von abwechselnden helleren und dunkleren Linien hervorgerufen.

Beschreibung der Serie.

Die Zahl der Schnitte kann nicht genau bestimmt werden, weil einige von den ersten Schnitten der Serie durch unbehutsames Vorgehen beim Schneiden verloren gegangen sind.

Die epithelialen Teile des Labyrinths sind zunächst von embryonalem Bindegewebe umgeben. Nach aussen davon liegt eine relativ dicke Kapsel, die zum grössten Teil aus Vorknorpel, stellenweise aber noch aus Blastem besteht. Von der Kapsel dringen Fortsätze in den Binnenraum hinein, wodurch dieser in verschiedene Abschnitte geteilt wird. In der dorsalen Hälfte fehlt stellenweise die fragliche Kapselwand ganz und gar; das Labyrinth geht dann ohne deutliche Grenze in das umgebende embryonale Bindegewebe über. An der ventralen Seite des Nachhirns sieht man einen Bogen von embryonalem Knorpel, der die ventralen Ränder der Labyrinthkapsel miteinander verbindet. Das ist der Querschnitt des Sphenoideum basilare. Aus diesem entsteht ein hornartiger Vorsprung und unmittelbar medial von demselben liegt eine grosse Arterie, die A. carotis interna, lateral aber zwei Nervenquerschnitte, von denen der eine sich bald mit dem zweiten Trigeminus-Ganglion verbindet, der andere den vorderen Facialis-Stamm ausmacht; ausserdem sieht man hier zwei dicht aneinander liegende Venen, die sich bald zu einem Stamme vereinigen, und endlich das zweite Trigeminus-Ganglion. An der medialen Seite des Auges und weiter caudalwärts im Oberkieferfortsatze läuft eine riesige von Blut prall gefüllte Vene, welche sich caudalwärts der ventro-lateralen Labyrinthwand immer mehr nähert, um sich schliesslich hart an dieselbe zu legen.

Die Anlage der Körpermuskulatur tritt in dieser Serie noch deutlicher als in der vorigen hervor.

Zwischen dem ventralen Rande der Labyrinthkapsel und dem Occipitale laterale bemerkt man eine weite Öffnung, welche das grosse, birnförmige zweite Trigeminus-Ganglion durchlässt. An einigen Schnitten kann man deutlich zwei Wurzeln in das Ganglion eintreten sehen. Von diesem erstreckt sich ein Ast in den Oberkieferfortsatz hinein, indem er zuerst lateralwärts läuft und sich dann um ein rundes Muskelbündel herum ventralwärts

biegt: das ist der R. supramaxillaris n. trigemini. Neun Schnitte caudalwärts von der Austrittsöffnung des zweiten Trigeminus-Ganglions und medialwärts von dem aus ihm hervorgehenden Nervenstamm erscheint ein zweites, kleineres Ganglion, dessen Wurzelfäden eine besondere feine Öffnung in der knorpeligen Schädelwand durchziehen. Dieses Ganglion gehört unzweifelhaft dem N. facialis an. Zwischen ihm und dem R. inframaxillaris schiebt sich für eine kurze Strecke (drei Schnitte) ein Ast der A. carotis interna hinein. Das Ganglion faciale sendet sogleich unter einer bogenförmigen Krümmung ventralwärts einen Ast aus, welcher längs der A. carotis interna oralwärts verläuft. Das ist der vordere Facialis-Stamm oder der Ramus palatinus. Der andere oder hintere Facialis-Stamm nimmt dann die mehrmals erwähnte, charakteristische Lage zwischen der A. carotis interna und der V. jugularis, welche lateralwärts von demselben liegen, und der ventro-lateralen Kapselwand medianwärts, ein. Nun beginnt in dieser Wand folgende Veränderung einzutreten.

Zuerst verdünnt sich die Wand gegenüber dem lateralwärts hervorragenden, bläschenförmig erweiterten oberen Ende des Ductus cochlearis. Der Vorknorpel wird bald durch einen schmalen Blastemstreifen ersetzt. Dasselbe kommt etwas später auch an einer anderen mehr dorsalwärts gelegenen Stelle derselben Wand zum Vorschein. Zwischen den also verdünnten Stellen der Wand bleibt ein Stück des Vorknorpels, gerade gegenüber dem hinteren Facialis-Stamme übrig. Zugleich nimmt das Blastem an der zuletzt besprochenen dünnen Stelle an Menge zu und dringt in das Innere des Kapselraumes hinein, das embryonale Bindegewebe hier verdrängend. In der Mitte dieses intrakapsulären Blastems, neben dem beschriebenen Reste der vorknorpeligen Wand, erscheint nun die Columella-Anlage in Gestalt einer gelben, von einem dichten, roten Blastemkranz umgebenen Kugel aus Vorknorpel (Fig. 5). Diese Kugel zieht sich immer mehr latero-caudalwärts, steht jedoch noch eine Strecke mittels einer roten Blastemmasse in Verbindung mit der Kapselwand, wo die Öffnung sich bald wieder schliesst. In gleicher Flucht erscheint in der medialen Kapselwand eine kleine Öffnung, durch welche der N. glossopharyngeus hineindringt, um den Kapselraum in caudo-lateraler Richtung durchzuziehen, durch dieselbe Öffnung, wie

die Columella hervorzutreten und sich weiter caudalwärts mit dem ventralen Zweige des hinteren Facialis-Stammes zu vereinigen. Dieser Nervenstamm hat sich nämlich kurz vor dem Erscheinen der Columella-Anlage in der Serie in zwei beinahe gleich grosse Äste geteilt, einen dorsalen und einen ventralen, von denen dieser, wie früher erwähnt, die Columella und die V. jugularis, jener aber die A. carotis interna caudalwärts begleitet.

Dorso-lateralwärts von der Columella beginnt im 25. Schnitte, vom caudalen Ende des Labyrinths gerechnet, der ovale Querschnitt des aus Vorknorpel bestehenden Quadratum hervorzutreten. Zugleich erscheint im ventralen Ende des Kieferbogens der Meckel'sche Knorpel. Von der das Quadratum umgebenden Blastemkapsel strecken sich Muskelbündel ventralwärts in den Unterkiefer hinein; zwischen ihnen bemerkt man Querschnitte des dritten Trigeminus-Astes.

Caudalwärts nähern sich die Columella und das Quadratum immer mehr, bis sie dicht nebeneinander zu liegen kommen. Dann erscheint innerhalb der Blastemkapsel der Columella, an deren lateralen Seite, eine rote Blastemmasse, die sich nur undeutlich von der eigentlichen Columella abgrenzt, umsomehr, als die Columella selbst gegen ihr hinteres Ende ebenfalls in Blastem übergeht. Zusammen bilden sie eine herzförmige Figur, die durch eine feine Spalte vom Quadratum getrennt ist. Dieses Verhältnis ist jedoch nur eine kurze Strecke, etwa in acht Schnitten zu sehen. Ich halte die fragliche, der Columella deutlich zugehörige Blastemmasse für die Anlage des sogenannten Stylohyale, ein kleines, birnförmiges Knorpelstück, das man in späteren Stadien zwischen der Columella und dem Quadratum eingeschoben findet.

In den fünf letzten Schnitten der Serie sieht man den nunmehr in seiner ganzen Länge getroffenen, blutegelförmigen Meckel'schen Knorpel, welcher sich mittels einer dünnen Lage von Blastem mit dem Quadratum verbindet.

Dicht am hinteren Ende der Ohrkapsel tritt durch eine weite Öffnung ein aus zwei Wurzeln gebildeter Nerv aus dem Rückenmark heraus; kurz darauf sieht man einen feinen Nerv aus dem ventralen Teil des Rückenmarks heraustreten, eine besondere feine Öffnung durchziehen, um sich weiter lateralwärts mit dem vorigen Nerven zu verbinden. Diese Nerven sind Accessorio-vagus und hypoglossus.

Fünfzehn Schnitte caudalwärts vom hinteren Ende des Columella-Stieles erscheint in der Serie das vordere Ende der Zungenbein-Anlage, welche in diesem Stadium aus Vorknorpel besteht.

Von den obigen Beobachtungen sind folgende hervorzuheben:

1. In dieser Serie erkennt man besonders deutlich, dass dem Facialis ein eigenes, vom zweiten Trigeminus-Ganglion getrenntes Ganglion zukommt.

2. Das vordere mediale Ende oder die Fussplatte der Columella ist innerhalb der Labyrinthkapsel gelegen, von einem dicken Blastemmantel umgeben.

3. Zum ersten Mal erscheint hier das Blastem des Stylohyale als ein Auswuchs von der lateralen Seite der Columella.

Beschreibung des Modells.

Die Ohrkapsel zeigt in diesem Stadium eine birnförmige, in transversaler Richtung ein wenig abgeplattete Gestalt, an der man, um die folgende Beschreibung zu erleichtern, eine von oben nach unten konkave mediale, eine konvexe dorso-laterale und eine ebenfalls konvexe ventro-laterale Seite unterscheiden kann. Die Wände des Labyrinths sind noch nicht allenthalben verknorpelt. Es gibt nämlich hier und da einige Lücken in der Knorpelkapsel. Die grösste liegt dorsalwärts von dem grossen Loch für das Ganglion acusticum und greift noch etwas auf die dorso-laterale Seite über. Am abgerundeten, hinteren Ende der Ohrkapsel sieht man zwei kleinere Lücken. Die knorpeligen Wände sind ziemlich eben.

Betrachtet man das Modell zuerst von der medialen Seite, so kann man, von vorn nach hinten gehend, folgendes bemerken. Unmittelbar ventral vom vorderen Ende der Ohrkapsel erblickt man ein grosses Loch für das zweite Trigeminus-Ganglion, das sogenannte Foramen ovale pro n. trigemino, mit zwei in das Ganglion hineintretenden Wurzeln, einer dickeren dorsalen und einer dünneren ventralen. Kurz danach tritt das Ganglion acusticum auf, welches durch ein grosses Loch in der medialen Kapselwand, das sogenannte Foramen pro n. acustico, in das Innere des Labyrinths hineindringt. Zwei Zentimeter weiter caudalwärts,

in der Höhe des besagten Ganglions, sieht man eine sehr kleine Öffnung, die vom N. glossopharyngeus durchzogen wird. Dieser Nerv durchläuft dann den Binnenraum der Labyrinthkapsel in latero-caudaler Richtung, um durch das ovale Fenster neben der Columella hervorzutreten, an deren medialen Seite weiter zu verlaufen und sich schliesslich mit dem ventralen Zweige des hinteren Facialis-Stammes zu verbinden. Etwa zwei Zentimeter weiter caudo-ventralwärts findet sich eine runde Öffnung mit einem Durchmesser von etwa 7 mm, die in das Labyrinth hineinleitet. Derselben gegenüber liegt das ovale Fenster. In dieser Weise entsteht ein kurzer, weiter Kanal, der vom N. glossopharyngeus in schiefer Richtung durchzogen wird. Caudalwärts vom hinteren Ende der Ohrkapsel sieht man drei Nervenwurzeln durch eine Öffnung in der knorpeligen Schädelwand, das Foramen jugulare, heraustreten; zwei von diesen Wurzeln vereinigen sich schon in der genannten Öffnung, der dritte verbindet sich weiter lateralwärts mit den übrigen zu einem gemeinsamen Stamme, den ich als den N. accessorio-vagus und -hypoglossus auffasse.

An der dorso-lateralen Wand ist nichts zu bemerken.

Zunächst der ventro-lateralen Wand liegen die grösseren Gefässe und Nerven. In derselben Wand findet sich eine eiförmige Öffnung, das Foramen vestibulare, welche von der Fussplatte der Columella zum grössten Teil ausgefüllt wird, während der Stiel derselben in der Richtung nach hinten, aussen und unten, zwischen den beiden Zweigen des hinteren Hauptstammes des N. facialis gelegen, weiter verläuft. Am meisten nach vorn sieht man den hinteren Teil einer überaus grossen S-förmig gekrümmten „Vene", welche, wie die Schnittserie belehrt, unmittelbar medialwärts vom Auge gelegen ist und sich dann in den Oberkieferfortsatz hinein erstreckt. Diese Vene benenne ich, nach dem Vorschlage von Rathke (Nr. 5, p. 55), V. facialis. Caudalwärts nähert sie sich der Ohrkapsel und nimmt eine von vorn und innen kommende Vene, die V. cerebralis, auf. Der so gebildete Venenstamm, die V. jugularis, läuft dann dorsal über der Columella, dicht an der Wand der Ohrkapsel, bis zu deren hinteren Ende, wo er sich in zwei beinahe gleich dicke Äste zu spalten scheint, die in entgegengesetzter Richtung auseinandergehen, der eine Ast ventrolateralwärts, der andere medialwärts. Jener Ast, der Haupt-

stamm, wird an seiner medialen Seite vom N. accessorio-vagus begleitet; längs seiner vorderen Seite läuft der dorsale Zweig des hinteren Facialis-Stammes. Ventral von der V. jugularis, derselben ziemlich parallel und dicht an der Schädelwand gelegen, läuft eine grosse Arterie, die A. carotis interna. Etwa der Mitte der Labyrinthkapsel entsprechend, nimmt sie einen dicken Ast auf, welcher zuerst längs dem dorsalen Rande der V. facialis verläuft, um dann unter einer knieförmigen Krümmung medialwärts in die Hauptarterie einzumünden.

Von den Nerven erblickt man zuerst das zweite Trigeminus-Ganglion. Aus diesem gehen zwei dicke Äste ab. Der eine, der R. supramaxillaris, läuft zuerst lateralwärts, macht dann eine rechtwinkelige Krümmung ventralwärts um ein in sagittaler Richtung verlaufendes Muskelbündel und legt sich schliesslich dicht an die hintere Wand der V. facialis, wo er noch einen Seitenast ventro-lateralwärts abgibt.

Der andere und dickere Trigeminus-Ast, der R. inframaxillaris, läuft caudo-lateralwärts und teilt sich später in drei Zweige.

Der N. facialis scheint seinen Ursprung aus dem zweiten Trigeminus-Ganglion, nahe dessen hinterem Ende, zu nehmen. Er spaltet sich unmittelbar in zwei auseinandergehende Haupt-Stämme. Der eine, Ramus anterior s. palatinus, läuft oro-ventralwärts zwischen der A. carotis interna s. cerebralis und der ihr parallelen Vena cerebralis. Der hintere Haupt-Stamm spaltet sich, etwa 7 mm bevor er den Columella-Stiel erreicht, in zwei diesen später zwischen sich fassende Zweige, von denen der obere die Columella an ihrer lateralen Seite kreuzt, läuft dann nach einer bogenförmigen Krümmung ventro-lateralwärts dicht am dorsalen Rande der Columella, zwischen ihr und dem mit ihr gleichlaufenden Haupt-Stamme der V. jugularis. Der andere Facialis-Zweig läuft längs der ventralen Seite des Columella-Stieles und verbindet sich mit dem an dessen medialer Seite verlaufenden N. glossopharyngeus. Der gemeinsame Stamm dieser Nerven verbindet sich ferner, gerade am hinteren Ende der Columella, mit dem N. accessorio-vagus, welcher, wie gesagt, caudalwärts von der Ohrkapsel hervortritt und die mediale Seite der V. jugularis begleitet.

Serie V.

Das Äussere des Embryos.

Die Länge des in etwas mehr als zwei Windungen zusammengerollten Embryos beträgt 15 mm. Die Spitze des Unterkiefers erreicht eine senkrechte Linie, welche man sich durch das Nasengrübchen gezogen denken kann. Im Munde bemerkt man die zweigespaltene Zunge. Die Haut zeigt in den Seitenregionen eine Schattierung in der Querrichtung, Die Rückenseite scheint dagegen glatt und ohne alle Zeichnung zu sein. Die Anlagen der hinteren Giedmassen sind von warzenförmiger Gestalt, etwas grösser als im vorigen Stadium.

Beschreibung der Serie.

Das Gehörorgan, einschliesslich der ganzen Columella, umfasst in dieser Serie 105 Schnitte.

Das Labyrinth zeigt sich aus folgenden Schichten zusammengesetzt. Äusserst der Peripherie zu liegt eine dünne Hülse von Blastem, d. h. ein Perichondrium, welches eine relativ dicke Kapsel aus Vorknorpel umschliesst und innerhalb dieser letzteren liegen dann die epithelialen Teile, in embryonalem Bindegewebe eingebettet.

Von den umgebenden Organen ist folgendes zu bemerken.

In den ersten Schnitten, von vorn aus gerechnet, bemerkt man zwei Nervenquerschnitte. Der eine liegt unmittelbar lateral vom Rathke'schen Schädelbalken; er vereinigt sich caudalwärts mit dem zweiten Trigeminus-Ganglion. Durchmustert man die Serie, so findet man, dass er von diesem Ganglion nach vorn verläuft, um sich mit dem Ramus palatinus n. facialis zu verbinden; er bildet also einen Ramus recurrens ad n. facialem. Der andere Ast liegt mehr dorsalwärts, dicht neben dem Rückenmark, zwischen dem genannten Knorpelbalken und der Spitze der Labyrinthkapsel; er senkt sich etwas früher in die dorsale Trigeminus-Wurzel ein. Es ist der Ramus ophthalmicus n. trigemini. Vom zweiten Trigeminus-Ganglion geht ein dicker Ast ab, der anfangs lateralwärts verläuft, sich dann aber unter einem rechten Winkel um ein dichtes, ovales Muskelbündel schlingt, um nunmehr eine Richtung ventralwärts anzunehmen und im Oberkieferfortsatze zu endigen. Dann dringen kleinere Äste in die ventralwärts vom Ganglion gelegenen Muskelbündel hinein. Die Austrittsöffnung

für den N. trigeminus im Knorpelbogen schliesst sich nun, aber nur für eine kurze Strecke, denn sechs Schnitte weiter caudalwärts öffnet sich ein neues Loch, welches von Nervenfäden durchzogen wird, die vom Gangl. acusticum herauszugehen und in das hintere Ende des zweiten Trigeminus-Ganglions einzumünden scheinen. Von hier biegt sich ein Teil der Fäden ventralwärts um; das ist der vordere Ast oder Ramus palatinus nervi facialis. Nach dem Verschwinden des genannten Ganglions bleiben zwei Nervenquerschnitte, die aus demselben hervorgegangen sind, übrig, ein grösserer lateraler, der Querschnitt des dritten Trigeminus-Astes, und ein kleinerer medialer, der des hinteren Facialis-Stammes.

In dieser Serie treten die ersten Spuren von Belegknochen auf, so z. B. an der ventro-lateralen Seite des Meckel'schen Knorpels und am lateralen Winkel der Labyrinthkapsel, das Squamosum.

Etwa in der Mitte der Serie erscheint die Columella. Man bemerkt zuerst, wie sich die ventro-laterale Kapselwand gegenüber der V. jugularis immer mehr verdünnt; die so entstandene Öffnung wird zuerst durch eine kugelige Blastemmasse und bald darauf durch die aus Vorknorpel bestehende Columella eingenommen. Zugleich spaltet sich der hintere Facialis-Stamm in seine zwei vorher erwähnten Zweige. Am lateralen Winkel der Labyrinthkapsel, dicht neben und ventro-lateral von dem Squamosum, erscheint dann das knorpelige Quadratum.

Noch weiter nach hinten zu durchzieht ein vom Gehirn austretender feiner Nerv, der N. glossopharyngeus, die ventrale Spitze des Labyrinths und nähert sich mehr und mehr dem ventralen Facialis-Zweige, bis sie sich endlich weiter caudalwärts miteinander verbinden. Medialwärts von dem hinteren Ende der Labyrinthkapsel erscheint dann ein neues Ganglion, welches dem N. accessorio-vagus angehört.

Indessen hat sich die Columella dem Quadratum allmählich genähert. Zwischen beiden erscheint eine rundliche Blastemmasse, die Anlage des Stylohyale.

Von den obigen Beobachtungen ist nur das Auftreten von Belegknochen besonders hervorzuheben.

Beschreibung des Modells.

Die knorpelige Labyrinthkapsel zeigt in diesem Stadium keine Defekte mehr. Ihre Wände sind an einigen Stellen hervorgewölbt, an anderen eingesunken, ein Verhältnis, das durch die Entwicklung der Bogengänge bedingt ist.

Betrachtet man das Modell zuerst von der medialen Seite, so bemerkt man, dass sein vorderstes Drittel eine beträchtliche Einsenkung zeigt, der eine ähnliche an der lateralen Seite entspricht, wodurch die Umrisse des vorderen, sagittalen Bogenganges ziemlich gut hervortreten. Ventralwärts von der Spitze der Labyrinthkapsel liegt das zweite Trigeminus-Ganglion. Mit der dorsalen Wurzel des Ganglions verbindet sich ein von vorn kommender dicker Nervenstamm, der erste Trigeminus-Ast. Aus dem ventralen Rande des Gangl. acusticum scheint ein Nerv herauszutreten, der, in ventro-lateraler Richtung verlaufend, eine besondere nahe liegende Öffnung in der knorpeligen Schädelkapsel durchzieht, um sich an der lateralen Seite derselben in das caudale Ende des zweiten Trigeminus-Ganglions einzusenken. Es ist der N. facialis. Etwa drei Zentimeter dorsalwärts von dem Gangl. acusticum liegt eine runde Öffnung mit einem Durchmesser von etwa 5 mm; sie wird, wie die Schnittserie belehrt, vom Labyrinthanhange durchgezogen. Dann folgt weiter nach hinten das kleine Loch für den N. glossopharyngeus und dann etwa 1 cm caudo-ventralwärts eine grössere Öffnung, die in den früher erwähnten kurzen Kanal hineinleitet. Dicht am caudalen Ende der Labyrinthkapsel liegt ein kleines Ganglion, das Gangl. radicis n. vagi; die aus demselben heraustretenden Nervenfäden durchlaufen eine enge Öffnung, vereinigen sich an der lateralen Seite mit dem N. glossopharyngeus und dann mit einem 7 mm weiter kaudalwärts die Schädelwand durchziehenden Nerven, dem N. hypoglossus.

An der ventro-lateralen Seite der Labyrinthkapsel erblickt man die V. jugularis, welche durch den Zusammenfluss von zwei Venen, einer grösseren ventro-lateralen, der V. facialis, und einer kleineren medialen der V. cerebralis, gebildet wird. In dem Winkel zwischen diesen Venen liegt ein Teil der A. carotis. In der Höhe des hinteren Endes der Labyrinthkapsel geht von dieser Arterie ein dicker Ast dorsalwärts ab, während die V. jugularis in derselben Höhe noch keine Teilung zeigt. Von dem zweiten

Trigeminus-Ganglion gehen zwei dicke Äste ab, der eine Ast unmittelbar vom vorderen, der andere vom hinteren Ende desselben; es sind die Rr. supra- et inframaxillaris. Jener läuft vor dem eben erwähnten Venenwinkel in einem Bogen zuerst ventral-dann medialwärts; dieser geht 4 cm weiter caudalwärts ab, entsendet einen Muskelzweig, der sich von aussen und unten um die A. carotis interna herumwindet, während er selbst caudolateralwärts verläuft und sich in mehrere kleinere Äste teilt. Der hintere Hauptstamm des N. facialis teilt sich in seine zwei Äste etwa $1^1/_2$ cm vor dem Columella-Stiele, verhält sich übrigens wie vorher.

Der N. glossopharyngeus tritt hier nicht durch das ovale Fenster heraus, sondern durch eine besondere, $^1/_2$ cm weiter caudalwärts gelegene Öffnung.

In diesem Modell ist das knorpelige Quadratum und das mit ihm verbundene Stück des Meckelschen Knorpels rekonstruiert worden. Das Quadratum hat die Gestalt eines von vorn nach hinten ein wenig abgeplatteten Zylinders; sein oberes Ende ist abgerundet und etwas vornüber gekrümmt, die Base bildet eine in transversaler Richtung ausgehöhlte Gelenkfläche zur Verbindung mit dem Meckel'schen Knorpel, an welchem die entsprechende Gelenkfläche in derselben Richtung konvex ist; der Krümmungsradius derselben ist jedoch ein wenig kleiner als der für die Gelenkfläche des Quadratum, wodurch seitwärts kleinere Zwischenräume zwischen den Gelenkflächen entstehen. Die Columella verhält sich wie im vorigen Modell.

Serie VI.

Das Äussere des Embryo.

Die Länge des zusammengerollten Embryos beträgt 24 mm. Der Unterkiefer von derselben Länge wie der Oberkiefer. Die Bauchseite zeigt regelmässige, leistenförmige Erhebungen in der Quere, die Seiten- und Rückenflächen mosaikartig angeordnete, weissliche Wärzchen, durch dunklere Linien voneinander getrennt. Die Anlagen der hinteren Gliedmassen sind zu einer Länge von etwa 1,5 mm angewachsen.

Beschreibung der Serie.

Das Gehörorgan umfasst 133 Schnitte. Die Labyrinthkapseln bestehen aus reifem, embryonalem Knorpel. Der Verknöcherungsprozess ist weiter fortgeschritten, die Zahnanlagen sichtbar.

In den ersten Schnitten der Serie bemerkt man an der lateralen Seite des Gehirns je eine bogenförmig gekrümmte Knochenlamelle, welche am vorderen Ende des Labyrinths endigt. Es ist der Querschnitt des Parietale. Medial von diesem Knochen bemerkt man jederseits ein Ganglion und als dessen Fortsetzung einen Nervenquerschnitt, welcher sich später mit der dorsalen Trigeminus-Wurzel verbindet. Es ist der R. ophthalmicus n. trigemini. Latero-dorsalwärts von demselben liegt der Querschnitt des zweiten Trigeminus-Astes oder des R. supramaxillaris, der später in das vordere Ende des zweiten Trigeminus-Ganglions übergeht. Verfolgt man den R. supramaxillaris von hier an eine kurze Strecke oralwärts, so sieht man wie er sich, im 13. Schnitte nach vorn hin oder auf andere Weise ausgedrückt, gerade in derselben frontalen Ebene wie das vordere Ende der Labyrinthkapsel in zwei Äste teilt, einen kleineren dorsalen und einen ein wenig grösseren ventralen, von welchem dieser sich um ein sagittales Muskelbündel, das dem M. parietali-quadrato-mandibularis zuzugehören scheint, ventralwärts umbiegt; unmittelbar lateralwärts stösst er während dieser bogenförmigen Krümmung an die grossen Gefässe, A. carotis interna und V. jugularis. Ich erwähne diese Beobachtung aus dem Grunde, weil ich dieses Verhältnis nur in den zwei ersten, von mir angefertigten Rekonstruktionsmodelle der Ser. IV und V wiedergegeben finde. Den weiteren Verlauf dieser Nervenäste zu schildern gehört nicht zur Aufgabe dieser Untersuchung. Die zuerst aus dem Ganglion heraustretenden zwei Äste verlaufen ventralwärts zu den zwei sagittal verlaufenden Muskeln, deren Querschnitte den Raum zwischen dem Unterkiefer und dem ventralen Rande der Labyrinthkapsel nebst dem Occipitale basilare ausfüllen. Diese Muskeln sind durch einen Belegknochen, das Pterygoideum (?), von einander getrennt; ventralwärts grenzen sie an die Schlundhöhle. Die sichere Bestimmung dieser Muskeln ist mir nicht gelungen, trotz aller darauf gerichteten Bestrebungen. Vermutungsweise darf ich sie als M. parietali-quadrato-mandibularis und M. pterygosphenoidalis anterior bezeichnen. Das Foramen pro n. trigemino schliesst sich dann, aber nur für eine kurze Strecke, 6 Schnitte. Dann öffnet sich ein neues Loch, durch welches die Wurzelfasern des N. facialis dicht am Ganglion acusticum vorbei zum hinteren Ende des zweiten Trigeminus-Ganglions verlaufen. Ein Teil dieser

Nervenfasern macht eine knieförmige Krümmung ventralwärts (Fig. 6). Es ist der vordere Facialis-Stamm. Der übrige Teil der Fasern dieses Nerven läuft caudalwärts als scheinbare Fortsetzung des zweiten Trigeminus-Ganglions, den hinteren Hauptast des N. facialis bildend. Der dritte Trigeminus-Ast zieht sich allmählich mehr latero-ventralwärts, indem er dem M. parietali-quadrato-mandibularis mehrere Zweige abgibt, und dringt endlich unter dem Namen N. alveolaris inferior durch ein grosses Loch in den Unterkiefer-Kanal hinein. Der Meckel'sche Knorpel ist nämlich hier von Belegknochen ringsum eingeschlossen, weiter oralwärts aber nimmt ihre Zahl ab, bis endlich ein einziger Belegknochen an der lateralen Seite des Knorpels übrig bleibt. Die zwei Äste, in welche der hintere Facialis-Stamm sich spaltet, zeigen ein verschiedenartiges mikroskopisches Aussehen, indem der ventrale Ast heller und feinfaseriger aussieht als der dorsale Ast, der zugleich ein wenig dicker ist.

Lateralwärts von den eben genannten Nerven erscheinen mehrere Lymphräume, die caudalwärts an Grösse beträchtlich zunehmen und sich um die fraglichen Organe schlingen.

Die Columella verhält sich wie bei dem vorigen Embryo. Zwischen ihr und dem Quadratum erscheint das Stylohyale, anfangs der inneren Fläche des letzteren dicht anliegend, von der Columella aber durch eine feine Spalte getrennt, später zieht sich das Stylohyale mehr dorso-medialwärts, legt sich dicht an die Columella und wird von derselben Blastem-Kapsel wie diese eingeschlossen. Das Stylohyale besteht nur in seinem zentralen Teil aus Vorknorpel, welcher von einer Kapsel aus Blastem umgeben wird. Am hinteren Ende der Columella spaltet sich der sie begleitende Facialis-Ast in zwei Zweige, von welchen der eine sich in den M. occipito-quadrato-mandibularis hineinsenkt, der andere aber eine Strecke weit längs der lateralen Seite der V. jugularis läuft, dann eine knieförmige Krümmung ventrolateralwärts macht und sich hart an die mediale Seite des Meckel'schen Knorpels legt (Fig. 7). (Betrachtet man den Schädel des erwachsenen Tieres, so sieht man an der inneren Seite des Unterkieferknochens, nahe dessen hinteren Rande, eine der soeben angedeuteten Stelle entsprechende Öffnung, die in einen feinen Kanal hineinleitet.) Von hier aus kann man in der Schnittserie diesen Facialis-Zweig, den ich als die Chorda tympani

auffasse, caudalwärts nicht mehr verfolgen. Wenn man aber die Serie in der entgegengesetzten Richtung, d. h. oralwärts, mit gespannter Aufmerksamkeit durchmustert, so kann man an der medialen Seite des Meckel'schen Knorpels einen sehr feinen Nervenquerschnitt eine lange Strecke weit verfolgen. Dann sieht man den N. alveolaris inferior in den Unterkieferkanal hineindringen und sich an den dorsalen Rand des genannten Knorpels legen. Weiter oralwärts spaltet sich der genannte Nerv in zwei Äste, welche die mediale und die laterale Seite des Meckel'schen Knorpels umschlingen. Der mediale von diesen Ästen verbindet sich mit der Chorda tympani. Die beiden Äste des N. alveolaris inferior dringen dann durch ein Loch im Unterkieferknochen in den Boden der Mundhöhle hinein und vereinigen sich mit zwei dort verlaufenden Nerven; innerhalb des Unterkieferknochens bleibt nur ein kleiner Nervenzweig dorso-lateralwärts übrig.

Caudalwärts vom Labyrinth sieht man ein Bündel von Nervenfäden aus dem ventralen Teile des verlängerten Markes heraustreten, eine kleine Öffnung in der Knorpelkapsel durchziehen und sich mit dem Stamme der vereinigten Nn. glossopharyngeus und accessorio-vagus verbinden; es ist der N. hypoglossus. Zugleich erscheint in dem gemeinsamen Nervenstamme, unmittbar dorsalwärts von der A. carotis, ein grosses peripherisches Ganglion, das man in etwa 16 Schnitten caudalwärts verfolgen kann, d. h. die Länge des Ganglions beträgt etwa $^1/_4$ mm. Ich möchte dieses als das sogenannte Ganglion cervicale supremum auffassen.

Von den in dieser Serie erwähnten Tatsachen ist besonders hervorzuheben das Verhalten des als Chorda tympani bezeichneten Facialis-Zweiges (S. 81).

Beschreibung des Modells.

Die Verhältnisse, die erst in diesem Modell hervortreten oder von den vorher beobachteten in irgend einer Hinsicht abweichen, sind hauptsächlich folgende:

Die knorpelige Labyrinthkapsel hat die Gestalt einer freilich nicht regelmässigen dreiseitigen Pyramide mit einer caudalwärts gekehrten, kleinen Grundfläche. Die Umrisse aller drei Bogengänge treten sehr deutlich hervor, besonders die des vorderen

sagittalen Bogenganges, weil die Kapselwände unterhalb desselben zusammengefallen sind.

Betrachtet man die mediale Seite, von vorn beginnend, so sieht man zuerst das hintere Ende eines, das Gehirn lateralwärts begrenzenden Belegknochens; es ist wahrscheinlich das Parietale. Zwischen ihm und dem knorpeligen Labyrinth ist ein Zwischenraum, in dem man das grosse zweite Trigeminus-Ganglion und eine dieses beinahe umschlingende Vene liegen sieht. Dicht an der lateralen Seite des genannten Belegknochens läuft ein dicker Nervenstamm, der, von vorn kommend, sich in das besagte Ganglion hineinsenkt; es ist der R. supramaxillaris n. trigemini. An der medialen Seite desselben Belegknochens erblickt man den ebenfalls sagittal caudalwärts verlaufenden ersten Trigeminus-Ast, den R. ophthalmicus. Der N. glossopharyngeus zieht hier nicht durch das früher erwähnte kleine Loch, sondern durch die caudoventralwärts davon gelegene weitere Öffnung, die im Modell eben für die Endphalange des kleinen Fingers durchgängig ist.

In der Mitte der dorso-lateralen Seite bemerkt man ein rundes Loch mit einem Durchmesser im Modell von etwa 6 mm. Dieses Loch bildet die Durchtrittsöffnung eines Gefässes. Im übrigen gibt es hier nichts Bemerkenswertes.

Vom hinteren Drittel des zweiten Trigeminus-Ganglions, dicht am Occipitale basilare, zwischen ihm und der A. carotis interna, entspringen zwei Nerven, die in ventro-oraler Richtung verlaufen. Der hintere ist, wie die Schnittserie zeigt, der vordere Hauptast des N. facialis oder dessen Ramus palatinus, der vordere stellt sich als ein Ramus recurrens n. trigemini zu eben diesem Facialis-Aste heraus. Gerade diesen Nerven gegenüber entspringt aus der lateralen Seite des Ganglions der sehr dicke N. inframaxillaris, der in einem Bogen ventro-lateralwärts läuft, indem er die A. carotis von oben und aussen umschlingt. Er entsendet zwei Zweige, den einen grösseren oralwärts längs der lateralen Seite der A. carotis interna, den anderen ventralwärts. Der hintere Hauptast des N. facialis scheint im Modell, wie früher schon bemerkt wurde, vom hinteren Ende des zweiten Trigeminus-Ganglions herauszutreten. Nach einem Verlaufe von 2,5 cm spaltet er sich in zwei Zweige, einen ventralen, den R. communicans cum n. glossopharyngeo, und einen dorsalen, über den Columella-Stiel verlaufenden, welchen ich, mit Bezug auf seinen weiteren Verlauf,

als einen Ramus chordo-muscularis bezeichnen möchte. Dieser Zweig spaltet sich nämlich, gerade dem hinteren Ende des Columella-Stieles und dem entsprechenden Ende der knorpeligen Labyrinthkapsel gegenüber, in zwei feinere Zweige, einen dorso-caudalwärts verlaufenden Muskelzweig und die Chorda tympani, welche letztere, in einem Bogen ventro-oralwärts verlaufend, sich dicht an die mediale Fläche des Meckel'schen Knorpels anlegt. Der Columella-Stiel ist an Länge ansehnlich gewachsen. Zwischen ihm und der Mitte des Quadratum, nahe dessen hinteren Rande, liegt ein kleiner eiförmiger Knorpel, das Stylohyale eingeklemmt. Das Quadratum ist der Länge nach leicht S-förmig gekrümmt, in der oberen Hälfte zeigt es sich in transversaler Richtung ein wenig abgeplattet, während seine untere Hälfte ziemlich rund ist. Die in querer Richtung konkave Gelenkfläche des Quadratum überragt auch hier nach beiden Seiten hin die in derselben Richtung konvexe Gelenkfläche des Meckel'schen Knorpels.

Serie VII.

Das Äussere des Embryos.

Die Länge des zusammengerollten Embryos beträgt 27 mm. Die Anlagen der hinteren Gliedmaßen haben etwa 2 mm Länge. Die äusseren Körperformen verhalten sich übrigens wie bei dem vorigen Embryo.

Beschreibung der Serie.

Diese Serie zeigt im wesentlichen dasselbe Bild wie die vorige. Hinzuzufügen ist nur folgendes:

Innerhalb des Parietale bemerkt man hier ein Ganglion, welches man vom vorderen Ende des Labyrinths oralwärts in 20 Schnitten verfolgen kann; das ist das erste Trigeminus-Ganglion, welches in die Bahn des R. ophthalmicus eingeschaltet ist. Caudalwärts von der Eintrittsöffnung des N. alveolaris inferior in den Unterkieferkanal bemerkt man nur einen einzigen feinen Nervenquerschnitt im Innern des Knochens, an der medialen Seite des Meckel'schen Knorpels; es ist die Chorda tympani. In der Wurzel des N. glossopharyngeus bemerkt man eine kleine Gruppe von Nervenzellen. Gleichzeitig mit dem Stylohyale erscheint in der Serie auch das vordere Ende des Zungenbeins, welches aus Vorknorpel aufgebaut ist, während das Stylohyale noch grössten-

teils aus Blastem, nur sein zentraler Teil aus Vorknorpel besteht.

In der knorpeligen Kapsel rings um das verlängerte Mark und das Rückenmark herum bemerkt man teils sehr dünne, vom Perichondrium aus gebildete Knochenlamellen teils im Innern des Knorpels eine Zerstörung des Gewebes durch eingedrungene Blutgefässe. Im übrigen gibt es hier nichts besonders Bemerkenswertes.

Von dieser Serie ist kein Modell angefertigt worden, hauptsächlich aus dem Grunde, weil sie hinsichtlich der Entwicklung der vorigen Serie sehr nahe steht.

Serie VIII.

Das Äussere des Embryos.

Wenn man die Körperlänge des Embryos in gestrecktem Zustande annähernd zu bestimmen sucht, so kommt man zu einem Maße von 112 mm. In dem weit offenen Munde erblickt man die Zunge. Die mosaikartige Zeichnung der Rückenseite greift nunmehr auch auf den Kopf über. Die Anlagen der hinteren Gliedmaßen sind zu einer Länge von 5 mm angewachsen.

Beschreibung der Serie.

Das Gehörorgan umfasst 151 Schnitte. In der von dichtem Bindegewebe ausgefüllten Öffnung zwischen dem ventralen Ende des knorpeligen Labyrinths und dem Sphenoideum basilare sieht man die Querschnitte von zwei Nervenzweigen, die sich weiter caudalwärts mit einander verbinden, um sich endlich in das zweite Trigeminus-Ganglion einzusenken. Verfolgt man diese Nervenzweige oralwärts, so findet man, dass der eine Zweig sich mit dem vorderen Facialis-Stamme verbindet, also einen Ramus recurrens ad N. facialem bildet, während der andere Zweig sich in den lateralen von den zwei Muskelquerschnitten, die man zwischen dem Pterygeoideum und dem Sphenoideum basilare bemerkt (M. pterygo-sphenoidalis anterior?), einsenkt. Zwei Schnitte weiter caudalwärts von dem Punkte, wo sich die genannten Nervenzweige miteinander verbinden, tauchen aus der Mitte des medialen Muskelquerschnittes zwei neue Nervenzweige auf; sie vereinigen sich dann zu einem Stamme, welcher sich ebenso in das zweite Trigeminus-Ganglion einsenkt, oder genauer ausgedrückt, in den

dicht an diesem liegenden Querschnitt des R. inframaxillaris. An der Ohrkapsel zeigt sich die erste Spur der Verknöcherung als eine von dem Perichondrium stellenweise gelieferte dünne Lamelle, die zuerst an der ventralen Seite der Ohrkapsel erscheint. Von dieser Lamelle erhebt sich ein stachelförmiger Vorsprung; ein ähnlicher geht ihm gegenüber aus dem Sphenoideum basilare hervor. Zwischen diesen liegt teils eine sehr schmale Knochenbrücke, teils eine dichte Reihe von Bindegewebszellen, welche das Foramen trigemini lateralwärts begrenzen.

Von den zahlreichen grossen Lymphräumen des Kopfes sind besonders zwei zu erwähnen, welche an der ventro-lateralen Seite des Labyrinths liegen. Durch ihre Verbindung untereinander bilden sie einen bogenförmigen Lymphraum unmittelbar lateral von der A. carotis, der V. jugularis und dem hinteren Facialisstamme. Weiter caudalwärts sieht man diese Organe wie auch den hinteren Teil des Stieles der Columella nebst dem Stylohyale frei in dem Lymphraume liegen, nur von einer Scheide aus embryonalem Bindegewebe umgeben. Noch weiter caudalwärts verbindet sich dieser Lymphraum mit einem ähnlichen an der anderen Seite des Kopfes.

Die Fussplatte der Columella liegt so tief in das Labyrinth hineingesenkt. dass sie nebst einem Teil des Stieles innerhalb der Linie, welche die äussere Fläche des Labyrinths tangiert, zu liegen kommt.

Stellenweise bemerkt man eine beginnende Zerstörung des reifen embryonalen Knorpels und ein Hineindringen von Blutgefässen zwischen die vom Perichondrium gelieferten dünnen Knochenlamellen. Diesen Vorgang beobachtet man zuerst in der Mitte des Occipitale basilare, dann an dem Teil desselben Knorpels, welcher an das hintere Ende der Ohrkapsel grenzt. Das Quadratum hat eine beträchtliche Grösse erreicht. Das Stylohyale ist auch hier durch eine Spalte von der Columella getrennt. Das hintere Ende des Stylohyale verschmilzt mit dem hinteren Rande des Quadratum.

Im Übrigen sind die Verhältnisse dieselben wie in der vorigen Serie.

Beschreibung des Modells.

Weil dieses Rekonstruktionsmodell das vollständigste von allen meinen Modellen ist, erlaube ich mir noch zuletzt hier eine

erschöpfende und zusammenfassende Darstellung der früher beschriebenen Verhältnisse, besonders hinsichtlich der Gefässe und Nerven, zu geben.

Das Labyrinth zeigt in diesem Stadium eine sehr unregelmässige Form, die man vielleicht am besten mit der einer dreiseitigen Pyramide vergleichen könnte. An ihr kann man nämlich vier Wände unterscheiden: eine ventro-laterale, eine dorso-laterale, eine mediale und eine birnförmige, caudalwärts gerichtete Grundfläche, dazu drei sanft abgerundete Kanten, eine dorsale, eine ventrale und eine laterale; die Spitze ist stumpf, abgerundet und nach vorne gerichtet. Die Oberfläche des Labyrinths zeigt grosse Hervorragungen und Vertiefungen, die durch den Verlauf der häutigen Bogengänge bedingt sind.

Betrachtet man das Modell zuerst von der medialen Seite, so bemerkt man folgendes.

In der dorsalen Hälfte und am weitesten nach vorn findet sich eine grosse, tiefe Grube, die durch eine Einsenkung der Kapselwand zwischen dem vorderen, sagittalen und dem horizontalen Bogengange gebildet zu werden scheint. In der Mitte der genannten Wand liegt die Öffnung zum Durchtritt für den Labyrinthanhang. Ventralwärts vom vorderen Drittel des Labyrinths sieht man die mediale Seite des zweiten Trigeminus-Ganglions mit seinen zwei Wurzeln, einer dickeren dorsalen und einer feineren ventralen. Von der dorsalen Wurzel geht der R. ophthalmicus aus. Dann folgt die grosse Öffnung für das Ganglion acusticum, welche in diesem Stadium durch eine neu entstandene knorpelige Scheidewand in zwei verschiedene Löcher für die zwei Hauptäste des Gehörnerven geteilt ist. Aus der Mitte des ventralen Randes des genannten Ganglions scheint ein Nervenstrang hervorzugehen, welcher durch eine eigene, mehr ventralwärts gelegene Öffnung in der knorpeligen Schädelwand lateralwärts verläuft, um sich mit dem hinteren Ende des zweiten Trigeminus-Ganglions zu verbinden. Zwei Zentimeter weiter nach hinten liegt eine feine Öffnung, durch welche die Wurzel des N. glossopharyngeus in das Labyrinth hineinzudringen scheint. Dann folgt ventralwärts eine Öffnung oder besser ausgedrückt ein kurzer Kanal von der Grösse einer Zeigefingerspitze. Wenn man in den Kanal hineinblickt, so bemerkt man in dessen oberer Wand eine grosse, eiförmige Öffnung, durch welche der soeben

genannte Nerv aus dem Labyrinth heraustritt, um durch den fraglichen Kanal in schiefer Richtung latero-caudalwärts zu verlaufen. Ein Zentimeter mehr nach hinten liegt noch eine grosse Öffnung, welche das Ganglion radicis n. vagi durchtreten lässt. Etwa 5 mm weiter caudalwärts findet sich noch eine Öffnung, welche vom N. hypoglossus in lateraler Richtung durchzogen wird. Endlich sieht man von dieser Seite eine dicke Vene sich um das caudale Ende des Labyrinths herumwinden und eine Richtung medialwärts annehmen, um sich bald in zwei Äste zu teilen, zwischen welchen eine Arterie hervorblickt. Diese Vene ist wahrscheinlich der Sinus occipitalis, welcher in die V. jugularis einmündet.

Der ventrale Rand geht ununterbrochen in den benachbarten Teil der Schädelkapsel über.

Der in der Horizontalebene bogenförmig gekrümmte, stumpfe dorsale Rand zeigt nahe seinem caudalen Ende, $2^1/_2$ cm oberhalb der Durchtrittsöffnung für den Labyrinthanhang, eine grosse, eiförmige Lücke in der Knorpelkapsel, wo der birnförmige Saccus endolymphaticus sich hart an den entsprechenden Teil des häutigen Labyrinths anlegt, nur durch eine dünne Schicht Bindegewebe von diesem Teile getrennt.

An der dorso-lateralen Wand gibt es nichts besonders Bemerkenswertes.

An der ventro-lateralen Wand liegen die grossen Gefässe und Nerven nebst deren Ganglien. Am meisten dorsalwärts liegt die V. jugularis, die durch den Zusammenfluss der V. facialis und der V. cerebralis gebildet wird. Sie läuft gerade caudalwärts und spaltet sich nahe dem hinteren Ende des Labyrinths in zwei unter einem stumpfen Winkel auseinandergehende Äste, von welchen der eine medialwärts verläuft und sich medial vom Labyrinth wieder in zwei Äste teilt; es ist der Sinus occipitalis. Der andere Ast, der in Begleitung der Chorda tympani eine Richtung ventro-lateralwärts einschlägt, ist der Hauptstamm der V. jugularis. Etwa in der Mitte der fraglichen Wand nimmt die V. jugularis einen Seitenast auf, welcher den N. alveolaris inferior begleitet und den ich also V. alveolaris inferior benennen will.

Die A. carotis interna liegt am vorderen Ende des Labyrinths dicht neben und ventral von der V. jugularis, läuft dann, allmählich von der Vene ein wenig divergierend, ziemlich gerade

caudalwärts und spaltet sich in derselben Höhe wie die Vene in zwei Äste, von denen der eine den medialwärts verlaufenden Venenast begleitet, der andere der oralen Seite des gemeinsamen Stammes der vier letzten Gehirnnerven dicht anliegt. In ihrem Verlaufe nimmt sie zwei grössere Äste auf. Der eine läuft in Begleitung des N. alveolaris inferior, ist also als A. alveolaris inferior zu bezeichnen, der andere Ast begleitet den vorderen Hauptast des N. facialis; er mündet in die Arterie in derselben Höhe wie der vorige Ast, aber auf der entgegengesetzten Seite, ein.

Die grossen Nervenstämme liegen hauptsächlich zwischen den genannten Gefässen. Im Einzelnen verhalten sie sich folgendermassen. Ventralwärts vom vorderen Ende der Labyrinthkapsel erscheint zuerst das grosse, langgestreckte und seitlich abgeplattete zweite Trigeminus-Ganglion. In der Richtung von vorn nach hinten gelangen zu ihm drei Nervenzweige, von denen der vorderste, sagittal nach hinten verlaufende im Foramen pro n. trigemino sichtbar ist; er gliedert sich oralwärts, wie die Untersuchung der Schnittserie belehrt, in einen Ramus recurrens ad n. facialem und einen Muskelast (für den M. pterygo-sphenoidalis posterior?)

Die zwei anderen Nerven sind dadurch gekennzeichnet, dass sie dicht am knorpeligen Sphenoideum basilare dorso-caudalwärts zum Ganglion verlaufen. Der obere von diesen, ein Nerv für den dicht am genannten Knorpel verlaufenden Muskel, senkt sich bald in den ventralen Rand des Ganglions ein, während der dritte, am meisten ventralwärts gelegene Nerv, welcher sich als der vordere Facialis-Stamm herausstellt, erst mit dem caudalen Ende des Ganglions verschmilzt. Zwischen den Eintrittsstellen der beiden zuletzt erwähnten Nerven tritt aus dem Ganglion ein dicker Nervenstamm heraus; es ist der R. inframaxillaris, welcher in einem grossen Bogen ventralwärts verläuft, indem er die A. carotis interna von oben und aussen umschlingt. Er entsendet von seinem Anfangsteile drei Muskelzweige, den ersten oralwärts längs der A. carotis interna, die zwei anderen ventralwärts.

Als scheinbare Fortsetzung des zweiten Trigeminus-Ganglions läuft dann der hintere Facialis-Stamm weiter caudalwärts; nach einem Verlaufe von etwa $1^1/_2$ cm teilt er sich in zwei unter einem spitzen Winkel auseinandergehende Äste, von denen der

ventrale, welcher in Begleitung der A. carotis verläuft, in der Höhe der Teilungsstelle der genannten Arterie, sich mit dem N. glossopharyngeus verbindet, also einen Ramus communicans n. facialis cum n. glossopharyngeo darstellt. Der dorsale Facialis-Ast nähert sich immer mehr der V. jugularis, läuft dann über der Columella nach hinten zwischen der V. jugularis und dem Stylohyale, spaltet sich in derselben Höhe wie die V. jugularis in zwei unter einem spitzen Winkel auseinandergehende Zweige. Von diesen läuft der eine dorso-lateralwärts und dringt, wie die Schnittserie zeigt, in den M. occipito-quadrato-mandibularis hinein, während der andere in einem grossen, nach hinten konvexen Bogen neben dem entsprechenden Venenaste ventro-lateralwärts verläuft und sich hart an die mediale Seite des Meckel'schen Knorpels anlegt.

Etwa 1 cm caudalwärts von der Teilungsstelle des N. facialis liegt das Foramen vestibulare, welches von der Fussplatte der Columella zum grössten Teil ausgefüllt wird. Von hier läuft der Stiel der Columella leicht gekrümmt caudo-lateralwärts und endigt mit einer freien abgerundeten Spitze. Lateral von der Columella und den oben beschriebenen Gefässen und Nerven liegt das Quadratum, ein grosser ziemlich senkrecht gelegener Knorpel von unregelmässig zylindrischer Form. Es ist nämlich in eigentümlicher Weise abgeplattet, indem seine obere Hälfte eine Abplattung in transversaler, seine untere Hälfte dagegen in sagittaler Richtung zeigt. Der Knorpel scheint also in seiner Mitte in einem rechten Winkel gedreht zu sein, so dass z. B. die Seite, welche oben die mediale ist, unten die vordere wird usw. An das ventrale Ende des Quadratum legt sich nun der ziemlich horizontal verlaufende Meckel'sche Knorpel, dessen dem Quadratum entsprechendes Stück in transversaler Richtung abgeplattet ist. Die Gelenkflächen der besagten Knorpel verbinden sich zu einem Sattelgelenke, indem die Gelenkfläche des Meckel'schen Knorpels in sagittaler Richtung konkav, in transversaler konvex ist und die Gelenkfläche des Quadratum entsprechende Krümmungen zeigt. Ein Teil des Meckel'schen Knorpels überragt caudalwärts das Gelenk; er zeigt eine zylindrische Form.

Zwischen der medialen Seite des Quadratums, nahe dessen hinterem Rande, und der Mitte des Columella-Stieles, liegt das Stylohyale, ein verhältnismässig kleiner, birnförmiger Knorpel,

dessen mittleres Drittel mit dem Quadratum durch eine knorpelige Brücke verbunden ist. Die Anheftungsstelle desselben entspricht eben der Stelle, wo die Drehung des Quadratum anfängt. Das spitze Ende des Stylohyale, welches caudo-lateralwärts sieht, liegt frei wie auch das vordere, dickere Ende; von der Columella sind sie durch eine Spalte getrennt.

Geht man vom Foramen vestibulare etwa $^1/_2$ cm weiter nach hinten, so sieht man die laterale Öffnung des vorher beschriebenen kurzen und breiten Kanals, durch welchen der N. glossopharyngeus heraustritt. Der fragliche Nerv läuft noch eine kurze Strecke caudalwärts, biegt dann ventro-lateralwärts ab und vereinigt sich mit dem ventralen Aste des hinteren Facialis-Stammes, worauf beide sich unmittelbar mit dem gemeinsamen Stamme der vereinigten drei letzten Gehirnnerven, Accessorius, Vagus und Hypoglossus, verbinden. Ein wenig nach hinten öffnet sich nämlich ein grosses Loch, durch welches das Ganglion radicis n. vagi und der N. accessorius hervortreten. Dicht daneben liegt noch die Austrittsöffnung für den N. hypoglossus. Diese Nerven verbinden sich bald miteinander und dann mit den zuerst genannten Nerven. Der so entstandene mächtige Nervenstamm durchzieht, dann ein grosses Ganglion, welches mit dem lateralen Endaste der A. carotis interna ventro-lateralwärts verläuft. Laut dem Vorschlage von Johannes Müller benennt man diesen Nervenknoten Ganglion cervicale supremum. Ich möchte jedoch vorschlagen, es als Ganglion nodosum zu bezeichnen, um damit deutlich hervorzuheben, dass das fragliche Ganglion hauptsächlich dem Vagus, nicht dem Sympathicus angehört.

Serie IX.

Das Äussere des Embryos.

Dieser Embryo zeigt dieselben äusseren Merkmale wie der vorige, scheint jedoch etwas länger zu sein.

Beschreibung der Serie.

Das Gehörorgan umfasst 148 Schnitte. Das zweite Trigeminus-Ganglion beginnt in dieser Serie schon 12 Schnitte nach vorn von der Labyrinthkapsel. In dem genannten Ganglion kann man hier deutlich den Teil unterscheiden, welcher von den Wurzelfäden des N. facialis durchzogen wird, denn er ist durch eine sehr feine Spalte von dem übrigen Teil des Ganglions getrennt

und liegt ventral von diesem. Weiter oralwärts findet man in der Mitte desselben den Querschnitt des vorderen Facialis-Stamms. Die aus reifem, embryonalem Knorpel gebildeten Labyrinthkapseln sind von einer schmalen blaugefärbten Linie, sowohl auswendig wie inwendig begrenzt. Diese Linie entsteht teils durch ein dichtes Aneinanderliegen der feinen Fasern der Bindegewebszellen des Perichondriums, an einigen wenigen Stellen auch durch Bildung von Knochenlamellen seitens der genannten Membran. An der rechten Seite ist die V. jugularis, an der linken die A. carotis von so geringem Durchmesser, dass man die winzigen Gefässe leicht übersehen könnte, wenn man nicht ihre charakteristische Lage zu den Facialis-Ästen berücksichtigt. Etwa in der Mitte des Quadratum bemerkt man eine Zerstörung der Knorpelzellen und Bildung kleinerer Hohlräume, die von Gefässen und Zellentrümmern teilweise erfüllt sind. Dasselbe bemerkt man später auch in der Seitenwand der knorpeligen Schädelkapsel.

Sehr schön zeigt sich hier das Ganglion radicis n. vagi, in einer Vertiefung an der inneren Seite der knorpeligen Schädelkapsel gelegen. Mit dem von ihm ausgehenden Stamme verbindet sich schon in der Austrittsöffnung der vom ventralen Teile des Rückenmarks entspringende N. accessorius vagi. Durch eine besondere, fünf Schnitte hinterwärts gelegene Öffnung sieht man den N. hypoglossus aus dem ventralen Teile des verlängerten Markes heraustreten und sich mit dem von Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius gebildeten Stamme verbinden. Den Verlauf der Chorda tympani kann man in dieser Serie sehr gut beobachten und die in der Serie VI (Seite 81 u. f.) gemachte Beschreibung nochmals bestätigen.

Beschreibung des Modells.

Dieses Modell zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie das vorige, nur mit dem Unterschiede, dass das Quadratum und das ihm entsprechende hintere Ende des Meckelschen Knorpels hier nicht rekonstruiert worden sind, wodurch die an der ventrolateralen Labyrinthwand gelegenen Gefässe und Nerven in der photographischen Abbildung besser sichtbar werden.

Serie X.

Beschreibung der Serie.

Diese letzte Serie stammt von einer einen Tag alten Kreuzotter. Die Serie ist lückenhaft, denn der erste Objekt-

träger, welcher 25 Schnitte enthielt, ist leider verloren. Die Zahl der übrigen Schnitte beträgt 100. Die Labyrinthkapseln sind in ihren vorderen Teilen aus verhältnismässig dünnen, knöchernen Lamellen gebildet, nach hinten zu besteht die mediale Wand nebst der ventralen Kante aus zwei dünnen Knochenlamellen mit zwischenliegenden Knorpelzellen. Der Unterkiefer ist allseitig von Belegknochen begrenzt. Im Inneren desselben sieht man den runden Querschnitt des Meckelschen Knorpels mit seinem Perichondrium, etwa die ventrale Hälfte des Binnenraums ausfüllende, und dorsalwärts den dicken Querschnitt des N. alveolaris inferior mit zwei begleitenden Gefässen, schliesslich sehr deutlich einen feinen Nervenquerschnitt, die Chorda tympani, welche von einigen kleinen Gefässen begleitet wird. Caudalwärts vom Foramen mandibulare sieht man ausser dem Meckelschen Knorpel nur die Chorda tympani, mit den sie begleitenden Gefässen. Die Columella besteht aus reifem, embryonalem Knorpel, die Fussplatte ist von einer Scheide von embryonalem Bindegewebe umgeben, der Stiel von einer Knochenlamelle bekleidet. Die lateralwärts von ihr gelegenen Gefässe und Nerven sind von zahlreichen Pigmentzellen mit langen Ausläufern umgeben Pigment findet sich auch in der Haut des Rückens und im subcutanen Gewebe. Die Vv. jugulares sind beiderseits von ausserordentlich kleinem Kaliber, an der linken Seite auch die A. carotis interna. Das knorpelige Stylohyale verschmilzt ohne jede Grenze mit dem Quadratum, von dem Ende des Columella-Stieles ist es durch eine Spalte getrennt. Die Verhältnisse im Übrigen wie früher.

Von dieser unvollständigen Serie ist kein Modell angefertigt worden.

Zusammenfassung und Besprechung der Beobachtungen

Nachdem ich die Serien und die Modelle beschrieben habe, scheint es mir nützlich die wesentlichen Züge der vorstehenden Beschreibungen herauszuholen und in ihrem Zusammenhang darzustellen.

Es ist ja der Hauptzweck dieser Untersuchung gewesen, den Ursprung des Gehörknöchelchens zu erforschen zu suchen. In dieser Hinsicht bin ich zu folgenden Ergebnissen gelangt.

1. Die erste Anlage des Gehörknöchelchens oder der Columella finde ich bei der von mir hauptsächlich untersuchten Kreuzotter in einem Stadium, welches mit der Angabe Rathkes gut übereinstimmt, d. h. „in der Zeit, die zwischen der vollführten Bildung der vier Schlund- oder Kiemenöffnungen und der Verschliessung derselben liegt".

2. Die fragliche Anlage entsteht aus dem caudalen Ende der Blastemkapsel, welche sich um das häutige Labyrinth herum entwickelt. Von hier wächst sie als ein konischer Vorsprung in den Hyoid- oder Zungenbeinbogen hinein, um nahe der äusseren Öffnung der ersten, inneren Schlundspalte zu endigen.

3. Anfänglich gibt es keine deutliche Grenze zwischen der Columella-Anlage und dem übrigen Teil der Labyrinthkapsel. Erst später, bei dem Eintritt der Knorpelbildung im Blastem der Labyrinthkapsel, scheint ein Teil dieses Blastems ringsum das dickere, innere Ende oder die künftige Fussplatte sich zu einem ringförmigen Band aus Bindegewebe umzubilden und in diesem Zustande während der embryonalen Zeit zu verharren.

4. Im Inneren des Blastems der künftigen Fussplatte tritt ein Vorknorpelkern auf. Von diesem geht die Bildung des Vorknorpels in den Stiel der Columella und dehnt sich mit diesem ventro-caudalwärts in den Hyoidbogen hinein.

5. Irgend eine Verbindung mit demjenigen Teil des genannten Bogens, welcher dem künftigen Zungenbeine als Ursprung dient, habe ich, trotz aller auf diesen Punkt gerichteten Aufmerksamkeit, nicht finden können. Ich betrachte also die Columella nur als einen bei der geweblichen Differenzierung abgelösten Teil der Labyrinthkapsel.

6. Das ganze Gehörknöchelchen bildet in allen von mir untersuchten Stadien ein einheitliches Gebilde, besteht also nicht, wie Parker und Hoffmann annehmen, aus zwei Teilen. Seine Form ist mit der einer Trompete oder, vielleicht besser ausgedrückt, mit der einer Mörserkeule zu vergleichen. Die Fussplatte ist nämlich bei der von mir untersuchten Schlangenart nicht schalenförmig ausgehöhlt, sondern buchtet sich wie eine Mörserkeule in das Innere des Labyrinths hinein vor, wo sie nebst einem Teil des Stieles gelegen ist.

Mit den oben angeführten Befunden gerate ich in vielfachen Widerspruch mit den früheren Autoren.

Was zuerst die Ergebnisse Rathkes betrifft, kann ich leider nur einige von diesen bestätigen. Nach meiner Auffassung entsteht das Gehörknöchelchen aus der Ohrkapsel, nicht aus dem obersten Teile des Zungenbeinbogens. Dieser hängt nach Rathke mit der Belegungsmasse des Kopfstückes der Chorda dorsalis zusammen und wandert von hier später in schwer erklärlicher Weise nach der unteren Seite der Ohrkapsel, indem er seinen Zusammenhang mit der Belegungsmasse des Kopfstückes der Chorda allmählich aufgibt. Ich aber sehe keinen Zusammenhang zwischen der fraglichen Belegungsmasse der Chorda und der Columella-Anlage. Der Kopfteil der Chorda streckt sich in den früheren Stadien nicht einmal so weit nach vorn, dass er mit der Columella-Anlage in Berührung kommen könnte. Die Entfernung zwischen den genannten Gebilden ist jedoch so gering, dass es wohl erklärlich ist, dass Rathke, seinen technisch unvollkommenen Arbeitsmethoden zufolge, einen Zusammenhang zwischen ihnen hatte sehen können. Von den Methoden dieses ausgezeichneten Forschers schreibt nämlich Ballowitz (No. 8, p. 6): „Die Instrumente, welche dieser embryologische Forscher bei seinen Untersuchungen benutzte, bestanden hauptsächlich in Messer, Scheere, Nadeln und Lupe. Wenn das Mikroskop zur Anwendung kam, so wurden nur ganz schwache Vergrösserungen benutzt. Schnitte durch gehärtetes Material scheinen gar nicht angefertigt worden zu sein. Schon Valentin hat in seinem Referat an diesen schönen Forschungen den Mangel mikroskopischer Untersuchungen mit stärkeren Vergrösserungen bedauert.“ Wenn die oben zitierte Angabe richtig ist, was wohl kaum zn bezweifeln ist, kann man einesteils nicht genug die von Rathke mit diesen einfachen Mitteln erzielten grossartigen Untersuchungsergebnisse bewundern, wie man auch andernteils die in seinem Werke möglicherweise vorkommenden Irrtümer damit gut erklären kann. Dass es jedoch sehr vorteilhaft ist, die mikroskopische Durchmusterung der Schnittserien mit einer Präparation, unter Benutzung der Lupe, zu verknüpfen, habe ich während meiner Arbeit tief empfunden, besonders wenn es festzustellen galt, ob ein Zusammenhang zwischen der Zungenbein-Anlage und der Gehörknöchelchen-Anlage vorhanden ist oder nicht.

Diese Frage habe ich mit Hülfe meiner Serien nicht sicher beantworten können. Ich möchte deshalb auch dieser Methode für geeignete Fälle das Wort reden.

Nach dieser Abschweifung, die mir zur richtigen Auffassung der vorliegenden Divergenzen nützlich erscheint, kehre ich zu den Ergebnissen Rathkes zurück. Die von ihm beschriebene Gliederung des Hyoidbogens in drei Teile habe ich mit Hülfe meiner Serien nicht bestätigen können. Ich sehe nur zwei getrennte Teile, nämlich die Columella-Anlage, die aus der Ohrkapsel herstammt, und die Anlage des Zungenbeins. Die erstere entspringt aus der Ohrkapsel, aber nicht da, „wo der grösste senkrechte Durchmesser derselben sich befand", sondern nahe ihrem caudalen Ende, von der ventro-lateralen Wand. Ich finde auch kein fibröses Band, welches sich in einem späteren Stadium zwischen dem Ende der Columella und dem während der Entwicklung immer weiter nach hinten geschobenen Quadratum, ausgesponnen hätte.

Aus dem früher Gesagten geht hervor, dass ich der Darstellung Parkers von dem doppelten Ursprung der Columella nicht beipflichten kann. Die Existenz eines „Tuberculum", welches hinter dem „Capitulum" an der Stapedialplatte befestigt wäre, habe ich bei der Kreuzotter nicht sehen können. Das Stylohyale ist nach Parker ein vom hinteren Rande des Hyoidknorpels abgelöstes nierenförmiges Knorpelstück. Ich aber sehe das eiförmige Stylohyale seinen Ursprung vom hinteren Ende und lateralen Rande der Columella leiten, sich hart an die mediale Seite des Quadratum anlegen und im knorpeligen Zustande mit diesem verschmelzen, während es dagegen von dem Columellastiele durch eine feine Spalte getrennt ist. Die Frage, ob es „in der hyoidalen oder lingualen Gegend" der Kreuzotter Knorpel gibt oder nicht, muss ich bejahend beantworten. Ich finde nämlich ventralwärts von der Luftröhre zwei runde Knorpelquerschnitte, die oralwärts miteinander zu einer kurzen, ovalen Bildung verschmelzen. Das ist meiner Ansicht nach die Anlage des Zungenbeins.

Was die von C. K. Hoffmann gemachte Beschreibung betrifft, kann ich dieser nur mit der Einschränkung beistimmen, dass ich die Existenz eines „Hyostapes", d. h. eines kleineren, vom Hyoidbogen gebildeten Teils des Gehörknöchelchens, nicht bestätigen kann.

Ausser den obigen, aus meiner Untersuchung hervorgehenden Hauptergebnissen, erlaube ich mir noch einige andere Beobachtungen hinzuzufügen. Diese betreffen hauptsächlich das Verhalten der Nerven in der Nähe des Labyrinths. Mit dem Erforschen dieser Dinge habe ich mir |grosse Mühe gegeben, indem ich sie auch in meinen Modellen rekonstruiert habe.

Um die Zusammenfassung der vorher bei der Beschreibung meiner Serien gegebenen Beiträge zur Kenntnis der Neurologie der Kreuzotter zu erleichtern, werde ich meine Darstellung an die in Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreichs" (No. 2, p. 1480 u. f.) gegebene anknüpfen und, diese als bekannt vorausgesetzt, nur das hinzufügen, was in dem Bronn'schen Werke als ganz unbekannt oder unsicher bezeichnet worden ist.

7. Der erste Ast des Trigeminus besitzt, wie bekannt, ein eigenes Ganglion, welches von dem gemeinschaftlichen Ganglion des zweiten und dritten Astes getrennt ist. Ich finde, dass der erste Trigeminusast mit dem ihm zugehörigen Ganglion ophthalmicum bei der Kreuzotter eine verhältnismässig ansehnliche Strecke innerhalb der Schädelkapsel oralwärts verläuft. Das Ganglion zeigt eine spindelförmige Gestalt.

8. Nach der Angabe von Vogt (No. 9, p. 45) „entspringt ganz in der Nähe der Bifurcation der Wurzel in den zweiten und dritten Trigeminusast aus diesem ein sehr dünner Zweig auf der unteren Fläche, welcher in ein eigenes Loch des Felsen- oder Keilbeines (ich könnte nicht unterscheiden, in welchem Knochen die Schädelöffnung des für den Nerven bestimmten Knochenkanals sich befindet) eintritt. Der Kanal öffnet sich mit einem feinen Loche unter dem processus articularis ossis sphenoidei, zwischen diesem und dem os parietale. Der Nerv tritt aus ihm hervor und verzweigt sich schief nach vorn und aussen laufend in den inneren, vorderen Flügelmuskel." Diese Angabe kann ich für die Kreuzotter nicht bestätigen.

9. Ob dem N. faciails bei den Schlangen ein eigenes Ganglion zukommt, was bei allen Sauriern der Fall ist, ist meines Wissens bisher nicht ermittelt worden.

Ich habe ein solches Ganglion gefunden und vorher mehrmals beschrieben. In späteren Entwicklungsstadien ist es freilich ziemlich schwer dieses Ganglion faciale oder geniculi zu entdecken, weil es mit dem hinteren Ende des

zweiten Trigeminus-Ganglions mehr oder weniger vollständig verwachsen ist. Anders verhält es sich aber in jüngeren Stadien. Da bemerkt man, dass von dem gemeinsamen, grossen Ganglion acustico-faciale eine Gruppe von Nervenzellen sich ablöst und sich ventro-lateralwärts zieht, um unmittelbar ausserhalb der Labyrinthkapsel eine andere grössere Gruppe von Nervenzellen zu bilden. Es sieht also aus, als ob der Anlage des N. facialis zwei Ganglien zukämen. Die erstere Gruppe scheint mir die Nervernfäden des Facialis-Stammes zu bilden, die letztere aber das Ganglion faciale, welches, wie erwähnt, in späteren Stadien mit dem hinteren Ende des grossen zweiten Trigeminus-Ganglions mehr oder weniger verschmilzt. Von diesen verwickelten Verhältnissen gibt die Figur 6, obwohl einem späteren Stadium zugehörig, eine gute Vorstellung. Man sieht hier wie der Facialis-Stamm hart am Ganglion acusticum vorbei läuft und unter einer knieförmigen Krümmung das Ganglion faciale durchläuft. Hier teilt er sich in zwei unter einem Winkel von nahe 180° auseinandergehende Äste, den vorderen Hauptast oder Ramus palatinus n. facialis und den hinteren, bis jetzt nicht mit einem besonderen lateinischen Namen belegten Hauptast, welchen ich, mit Bezug auf seine weitere Verbreitung, als Ramus chordomuscularis benennen möchte.

Um einige bisher nicht sicher ermittelte neurologische Verhältnisse anzugeben, werde ich mir erlauben, folgendes Stück aus Bronn (No. 2, p. 1484) wörtllich zu zitieren, um so mehr als die erwähnten Aufsätze mir nicht zugänglich gewesen sind. Das Stück lautet:

„Ob der Facialis auch einen von dem Trigeminus abstammenden Ramus recurens ad nervum facialem aufnimmt und einen Ramus communicans externus cum glosso-pharyngeo entlässt, wissen wir bei den Schlangen noch nicht, wohl aber ist es wahrscheinlich, wie Fischer hervorhebt, dass eine Chorda tympani vorhanden ist. Aus den Untersuchungen von Joh. Müller ergibt sich nämlich, dass das Ganglion petrosum glossopharyngei, nachdem es vorher mehrere Zweige aus dem N. facialis aufgenommen hat, einen Ast abtreten lässt, der zum hinteren Winkel des Unterkiefers tritt und hier in eine sehr kleine Öffnung sich begibt, um sich im Innern des Unterkiefers wahrscheinlich mit dem N. alveolaris inferior zu verbinden.“

Um die interessanteste von den obigen Fragen näher zu beleuchten erlaube ich mir noch von dem Referate *Gaupps* (No. 1, p. 1094) folgendes Stück zu entleihen:

„Was die Chorda tympani der Schlangen anlangt, so ist es sehr wahrscheinlich, dass der von *Vogt* (s. mein Lit.-Verzeichn. No. 9, p. 51) beschriebene und von *Hasse* (siehe mein Lit.-Verzeichn. No. 4, p. 654) vermutungsweise für die Chorda angesprochene Ast diese tatsächlich repräsentiert. *Vogts* Beschreibung geht dahin, dass der Stamm des Facialis, an der Columella angelangt, einen Ast abgibt, welcher längs der Columella auf deren oberen Fläche hinabläuft, sich aber sogleich in zwei Zweige teilt, deren vorderer sich in die Muskeln am hinteren Rande des Quadratbeins verzweigt, der hintere auf dem oberen Rande der Columella zur Befestigungsstelle der Columella am Quadratbeine läuft, sich um das Unterkiefergelenk nach hinten schlägt und noch in der Membran des Kapselgelenkes verfolgbar ist. Wo er sich verzweigt, habe ich nicht auffinden können, es scheint mir, als dringe er durch ein feines Loch in den Unterkiefer selbst ein. „Ich glaube, wie gesagt, dass der zuletzt beschriebene Nerv die Chorda tympani repräsentiert, deren Verlauf dann prinzipiell ähnlich wäre dem bei den Geckonen unter den Sauriern. Das würde auch durchaus mit der Auffassung stimmen, dass die Verhältnisse des Mittelohrs bei den Schlangen sich durch Reduktion aus dem Lacertilier-Zustand entwickelt haben.“

Auf die hierdurch aufgeworfenen Fragen erlauben mir meine Untersuchungen folgende Antworten zu geben.

10. *Der vordere Hauptstamm des Facialis nimmt einen vom zweiten Trigeminus-Ganglion entspringenden Ramus recurrens ad n. facialem auf.*

11. Vom vorderen Hauptstamme des Facialis finde ich keinen Verbindungszweig zum N. glossopharyngeus. *Es gibt also bei der Kreuzotter keinen sogenannten Ramus communicans internus cum n. glossopharyngeo.*

12. *Der hintere Hauptstamm des Facialis entlässt aber, bevor er den Columella-Stiel erreicht, einen Ast, welcher sich mit dem Stamme des N. glossopharyngeus verbindet.* Es ist der sog. Ramus communicans externus cum n. glossopharyngeo. Diesen Ast habe ich von

der Serie III an deutlich gesehen und mehrmals beschrieben; in in den zwei ersten Serien konnte ich ihn nur stellenweise und undeutlich hervortreten sehen und habe seiner deshalb nicht dort erwähnt.

13. Was die Frage betrifft, ob man bei den Schlangen die Chorda tympani oder einen sie repräsentierenden Facialis-Zweig finden kann oder nicht, mag ich an meine diesbezügliche Beschreibung in der Serie VI, Seite 80, und an die dazu gehörige Figur 7 hinweisen. Ich kann also die angeführten Beobachtungen von Johannes Müller und Karl Vogt teils bestätigen, teils ergänzen. Nachdemich die Chorda tympani zuerst in der Serie VI deutlich gesehen hatte, habe ich sie nachher auch in der Serie I auffinden können. Ich habe hier gesehen, wie sie sich vom Hyoidbogen allmählich in den Kieferbogen hineinzieht und sich an die mediale Seite des hier befindlichem Blastems anlegt. Ich sehe hierin ein Gegenstück zu dem von Froriep (Nr. 10, p. 490) bei Embryonen von Torpedo ocellata geschilderten Verlaufe des Zungenbeinastes oder des sog. Hauptstammes des Facialis. Die von Froriep beigegebene Abbildung kann auch zum Verständnis des Verlaufes der Chorda tympani bei Kreuzotterembryonen benutzt werden.

14. „Ob der N. glossopharyngeus auch kurz nach dessen Austritt aus dem Schädel zu einem Ganglion anschwillt, ist bis jetzt noch nicht genügend bekannt“ (Nr. 2, p. 1485). Bei der Kreuzotter habe ich in dem genannten Nervenstamme nahe seiner Austrittsöffnung, eine sehr kleine Gruppe von Nervenzellen, aber kein grösseres Ganglion gefunden. (Siehe Fig. 4.)

15. „Bei den Schlangen scheint ein eigener N. accessorius immer zu fehlen und mit dem Vagus zu einem gemeinschaftlichen Stamm, dem N. accessorio-vagus verschmolzen zu sein“ (Nr. 2, p. 1486). Diese Angabe kann ich meinesteils bestätigen mit dem Zusatze, dass man die vom ventralen Teil des Nachhirns entspringende Wurzel des N. accessorius innerhalb der Schädelkapsel beobachten kann, bevor er sich im Foramen jugalare in den Vagusstamm hineinsenkt.

16. Das Verhalten der drei letzten Gehirnnerven der Kreuzotter zu einander habe ich vorher mehrmals ausführlich beschrieben. Ich darf hier noch wiederholen, dass der N. accessorio-

vagus unmittelbar lateralwärts von der Schädelwand sich mit dem Stamme des N. hypoglossus verbindet und dann, eine sehr kurze Strecke weiter lateralwärts, mit dem vereinigten Stamme des N. glossopharyngeus und des Ramus communicans externus n. facialis cum n. glossopharyngeo. Hierdurch findet also eine gänzliche Verschmelzung der vier letzten Gehirnnerven und des soeben genannten Facialis-Astes statt. Der so gebildete dicke Nervenstamm oder, vielleicht besser ausgedrückt, das Nervengeflecht durchzieht dann ein grosses Ganglion, welches von einigen Autoren „Ganglion cervicale supremum", von andern aber „Ganglion nodosum" benannt wird. Meinesteils ziehe ich, wie vorher erwähnt, vor, es mit dem letzteren Namen zu bezeichnen, um dadurch an seine Verbindung mit dem Vagus, nicht mit dem Sympathicus, zu erinnern.

Ausser den oben angeführten kleinen neurologischen Beobachtungen habe ich mehrere andere gemacht, welche ich in diesem Aufsatze nicht gut mitteilen kann, weil sie ausserhalb der Grenzen der von mir nun hauptsächlich untersuchten und beschriebenen Ohrgegend liegen. Vielleicht werde ich späterhin Gelegenheit finden, eine diesbezügliche Mitteilung zu machen.

Dieser zusammenfassenden Darstellung erlaube ich mir folgende zerstreute Bemerkungen und Vergleiche beizufügen:

17. Wenn ich die von Hasse (Nr. 4, p. 656 u. folg.) gegebene Schilderung des knöchernen Gehörapparates der Ringelnatter mit meiner Beschreibung der knorpeligen Labyrinthkapsel eines älteren Kreuzotterembryos (S. 92 u. folg.) vergleiche, finde ich mehrere Unterschiede zwischen diesen Beschreibungen, die möglicherweise von einer ziemlich bedeutenden morphologischen Ungleichheit herzuleiten sind.

18. Es ist bemerkenswert, dass Hasse (Nr. 4, p. 653) das Vorkommen eines sogenannten Stylohyale nicht erwähnt. Er spricht von „einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum", welcher mit der äusseren, knorpeligen Abteilung der Columella durch sehr lockere Bandmassen verbunden ist. Dieser „Höcker" entspricht wahrscheinlich dem mit dem Quadratum verschmolzenen Stylohyale. Nach meinen Beobachtungen ist das Stylohyale durch ein Gelenk mit dem Columella-Stiel verbunden.

19. Es scheint mir, als ob die Labyrinthkapsel sich während ihres Wachstums allmählich nach hinten verschieben würde.

Ich vermeine einen solchen Schluss daraus ziehen zu können, dass ich den Stamm des Ramus supramaxillaris n. trigemini in den zwei Modellen, welche den jüngsten Entwicklungsstadien zugehören, rekonstruiert finde, während er in den drei übrigen nicht mehr zu sehen ist. Die Rekonstruktion beginnt nämlich gerade mit dem Erscheinen der Labyrinthkapsel in der Schnittserie und endigt da, wo die genannte Kapsel verschwindet.

20. Die Öffnung in der knorpeligen Labyrinthkapsel, durch welche die Äste des Ganglion acusticum in das häutige Labrinth hineindringen, ist gross und einfach bis zu einem ziemlich entwickelten embryonalen Stadium. Erst in der Serie VIII finde ich nämlich, dass sich in der Öffnung eine knorpelige Scheidewand gebildet hat, wodurch zwei kleinere Löcher für die beiden Hauptäste des Gehörnerven entstehen. Dieses Verhältnis geht auch aus meinen Modellen deutlich hervor. Dass die fragliche Scheidewand aus dem oberen Rande der grossen einfachen Öffnung nach unten hervorwächst, scheint aus dem Modelle der Serie VI hervorzugehen. Hier zeigt nämlich die noch einfache Öffnung eine herzförmige Gestalt, d. h. man sieht wahrscheinlich hier ein Übergangsstadium, welches zur Bildung von zwei kleineren Löchern leitet.

21. Schliesslich gestatte ich mir noch an das auf den Seiten 43 u. folg. beschriebene und in den Figuren 2 und 3 abgebildete Auftreten von eigentümlichen granulaführenden Zellen rings um die Columella in dem Stadium, wo die Bildung von Vorknorpel anfängt, zu erinnern.

Die vorstehenden Beobachtungen möchte ich, wie eingangs schon bemerkt wurde, nur als einen kleinen Beitrag zur Lösung der verwickelten Frage von der Herkunft und der morphologischen Bedeutung der Gehörknöchelchen ansehen. Dagegen scheint es mir nicht nötig, nach der erschöpfenden und scharfsinnigen Darstellung Gaupps in seinem mehrmals zitierten Referate „Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren", die oben genannte Frage hier noch zur Diskussion aufzunehmen, hauptsächlich aus dem Grunde, weil der von mir gelieferte Beitrag keine neuen Gesichtspunkte hervortreten lässt. Wenn es sich jedoch im Laufe der Zeit herausstellen würde, dass diese Untersuchung als brauchbares Material für spätere Arbeiten

dienen kann, werde ich das als die beste Errungenschaft meiner Arbeit ansehen. Die zugehörigen Präparate und Modelle werden im anatomisch-biologischen Institut zu Berlin verwahrt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Direktor des anatomisch-biologischen Instituts zu Berlin, Herrn Geheimrat Prof. Oskar Hertwig, meinen verbindlichsten Dank für das mir während der Ausführung dieser Arbeit erwiesene liebenswürdige Entgegenkommen auszusprechen.

Herrn Professor Dr. Rudolph Krause, auf dessen Anregung diese Arbeit entstanden ist, der mir auch das Material für die Untersuchung und die Photogramme der Embryonen gütig überlassen hat, bin ich sowohl hierfür, wie auch für seine guten Ratschläge und sein reges Interesse an meiner Arbeit, zu herzlichem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Gaupp, E.: Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. 8. 1898.
2. Bronn, Dr. H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fortgesetzt von C. K. Hoffmann. Bd. 6, Abteil. 3 C. Leipzig 1890.
3. Müller, Johannes: „Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien.“ F. Tiedemann G. R. und L. C. Treviranus. Bd. 4, Heft 2. 1832.
4. Hasse, C.: Die Morphologie des Gehörorgans von Coluber natrix. Anat. Studien. Bd. 1, No. 16. Leipzig 1873.
5. Rathke, H. Entwicklungsgeschichte der Natter (Coluber natrix). Königsberg 1839.
6. Parker, W. K.: On the structure and development of the skull in the common snake (Tropidonotus natrix). Philos. transact. of the Roy Soc. of London. Vol. 169. Part. 2. London 1879.
7. Retzius, Gustaf: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Bd. 2. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere. Stockholm 1894.
8. Ballowitz, Emil. Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (Pelias berus Merr.), I. Teil. Jena 1903.
9. Vogt, Carl: Zur Neurologie von Python tigris. Johannes Müllers Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg. 1839.
10. Froriep, August. Über das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Jahrg. 2. 1887.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV und XXVI.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes durch die Ohrgegend eines im zusammengerollten Zustande 10 mm langen Kreuzotterembryos (Ser. I) *ac* Art. carotis interna; *hf* hinterer, *vf* vorderer Hauptstamm des N. facialis; *co* Columella-Blastem; *s* inneres Ende der ersten Schlundspalte; *l* caudales Ende der epithelialen Labyrinthblase; *tr* dritter Trigeminus-Ast; *m* Blastem des Kieferbogens; *vj* Vena jugularis. Zeiss Obj. AA, Ok. 3, Tub. 160 mm. Zeichenappar.

Fig. 2. Die Ohrgegend eines Kreuzotterembryos (Ser. II). *gl* N. glossopharyngeus: die Bedeutung der übrigen Buchstaben ist dieselbe wie in der vorigen Figur. Zeiss Obj. AA, Ok. 3, Tub. eingeschoben.

Fig. 3. Ein Teil der Figur 2 bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. *bl* Blastemzelle der Columella-Anlage; *gr* granulaführende Zellen. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$ Ok. 1, Tub. 160 mm.

Fig. 4. Die Ohrgegend eines Ringelnatterembryos (Ser. III). *ob* occipitale basilare; *gl* N. glossopharyngeus mit dem zugehörigen kleinen Ganglion; *m* Meckel'scher Knorpel; *q* Quadratum; die Bedeutung der übrigen Buchstaben wie in der vorigen Figur. Zeiss Obj. AA, Ok. 3, Tub. eingeschoben.

Fig. 5. Die Ohrgegend eines im zusammengerollten Zustande 13,5 mm langen Kreuzotterembryos (Ser. IV). *lk* die knorpelige Labyrinthkapsel. Der hintere Hauptstamm des N. facialis, mit *hf* bezeichnet, hat sich zwei Schnitte früher in zwei Äste geteilt, von denen der kleinere, ventrale den Ramus communicans n. facialis cum n. glossopharyngeo bildet, der grössere, dorsale Teil der Nerven die Chorda tympani abgibt um später selbst in einem Muskel zu endigen. Ich benenne deshalb diesen letzteren Ast Ramus chordo-muscularis. Die Bedeutung der übrigen Buchstaben ist dieselbe wie früher. Zeiss Obj. AA, Ok. 3, Tub. ausgezogen.

Fig. 6. Teil eines Querschnittes durch die Ohrgegend eines im zusammengerollten Zustande 24 mm langen Kreuzotterembryos (Ser. VI). *fa* Stamm des N. facialis, das hintere Ende des zweiten Trigeminus-Ganglions durchziehend und den vorderen Hauptast *vf* abgebend; *ga* Ganglion acusticum; *mb* Muskelbündel; die übrigen Bezeichnungen wie früher. Zeiss Obj. AA, Ok. 3, Tub. 160 mm, Zeichenappar.

Fig. 7. Teil eines Querschnittes durch die Unterkiefergegend eines im zusammengerollten Zustande 24 mm langen Kreuzotterembryos (Ser. VI). *ch* Chorda tympani; *m* Meckelscher Knorpel, ventro-lateralwärts von einem Belegknochen bedeckt. Dorsalwärts (in der Figur nach unten) von diesem Knorpel sieht man den Querschnitt des M. occipito-quadrato-mandibularis mit *om* bezeichnet, und medialwärts von ihm den Querschnitt eines Bauches des M. parietali-quadrato-mandibularis mit *pm* bezeichnet. Zeiss Obj. AA, Ok. 3, Tub. 160 mm, Zeichenappar.

Erklärung der photographischen Abbildungen der Rekonstruktionsmodelle (Tafel XXVI).

No. 1. Rekonstruktionsmodell zu der Serie IV, von der lateralen Seite gesehen.
No. 2. Modell zu der Serie V, von der lateralen Seite gesehen.
No. 3. Modell zu der Serie VI, von der medialen Seite gesehen.
No. 4. Modell zu der Serie VI, von der lateralen Seite gesehen.
No. 5. Modell zu der Serie VIII, von der lateralen Seite gesehen.
No. 6. Modell zu der Serie IX, von der medialen Seite gesehen.
No. 7. Dasselbe Modell, von der lateralen Seite gesehen.

Die Bedeutung der Ziffern ist für alle Modelle folgende:

1. Die dorso-laterale Wand der knorpeligen Labyrinthkapsel. 2. Der Stiel des Gehörknöchelchens oder der Columella. 3. Die Vena jugularis. 4. Die Vena facialis. 5. Die Art. carotis interna. 6. Ein Ast der vorigen Arterie. 7. Ramus supramaxillaris n. trigemim. 8. Sagittal verlaufendes Muskelbündel, der künftige dritte Bauch des M. parietali-quadrato-mandibularis. 9. Der ventralwärts vom Labyrinth gelegene Teil der knorpeligen Schädelkapsel. 10. Ramus inframaxillaris n. trigemini mit dessen Zweigen. 11. Der hintere Hauptstamm des N. facialis. 12. Der dorsale Ast desselben oder Ramus chordo-muscularis. 13. Der ventrale Ast oder R. communicans cum n. glossopharyngeo. 14. Das zweite Trigeminus-Ganglion tiefer gelegen und von dunkler Farbe. 15. Zwei Lücken in der knorpeligen Labyrinthkapsel. 16. Das Quadratum. 17. Das ihm entsprechende Stück des Meckelschen Knorpels. 18. Die Spitze, 19. Die Grundfläche, 20. Die mediale Seite der knorpeligen Labyrinthkapsel. 21. Das hintere Ende eines Belegknochens, des Parietale (?). 22. Die mediale Seite des zweiten Trigeminus-Ganglions nebst einer dasselbe beinahe umschlingenden Vene. 23 Ramus ophthalmicus n. trigemini. 24. Foramen pro n. acustico mit dem darin gelegenen Ganglion acusticum und diesem dicht anliegend. 25. Der Stamm des N. facialis, welcher eine eigene, mehr ventralwärts gelegene Öffnung in der Schädelkapsel durchläuft. 26. Der N. glossopharyngeus. 27. Das Foramen jugulare mit dem Ganglion radicis n. vagi und dem Accessorio-vagusstamme. 28. Die Chorda tympani. 29. Ein kleines, rundes Loch in der Labyrinthkapsel. 30. Der Facialisast zum M. occipito-quadrato-mandibularis. 31. Foramen vestibulare, in welchem ein Teil der Fussplatte der Columella sichtbar ist. 32. Das Stylohyale. 33. N. hypoglossus. 34. Der „kurze breite Kanal". 35. Die Öffnung zum Durchtritt für den Labyrinthanhang. 36. Der gemeinsame Stamm der drei letzten Gehirnnerven mit dem dazu gehörigen Ganglion nodosum. 37. Lücke in der knorpeligen Labyrinthkapsel, innerhalb welcher der Saccus endolymphaticus liegt. 38. Sinus occipitalis. 39. Vena alveolaris inferior. 40. Der vordere Hauptstamm des N. facialis oder dessen Ramus palatinus. 41. Ein denselben begleitender Ast der A. carotis interna. 42. Ramus muscularis n. trigemini. 47. Vena cerebralis, welche durch Zusammenfluss mit der V. facialis die V. jugularis bildet (No. 2).

Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Lumbalmarkes bei den Vögeln.

Von

Gottlieb Imhof.

Hierzu Tafel XXVII und 30 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

Das Rückenmark der Vögel enthält in der Lumbalanschwellung eine eigentümliche Bildung, welcher von Ol. Jacobaeus (4, p. 317) der Name „Sinus rhomboïdalis sacralis“ beigelegt worden ist, weil dieser Anatom glaubte, eine rautenförmige Spalte im Dorsalteile des Vogelrückenmarkes zu sehen.

Über die Funktionen dieses Gebildes ist bis anhin nichts bekannt geworden, jedenfalls aber ist die Bezeichnung „Sinus rhomboïdalis“ unrichtig; denn wie schon Emmert 1811 nachwies (8, p. 377), handelt es sich nicht um eine rautenförmige Spalte, sondern um eine zwischen die klaffenden Hinterstränge gelagerte Masse gelatinösen Gewebes. Um so auffälliger erscheint es daher, dass alle spätern Autoren jene unrichtige Bezeichnung weiter gebrauchten. Erst A. v. Kölliker (75, p. 137) trug den tatsächlichen Verhältnissen auch in der Bezeichnung Rechnung, indem er in einer seiner letzten Arbeiten das in Frage

stehende Gebilde als „Gliawulst“ oder „dorsale Gliawucherung“ benannte. Diese, von einem der hervorragendsten Gelehrten eingeführte Bezeichnung hat wohl Aussicht, mit der Zeit die unrichtige Benennung „Sinus rhomboïdalis“ zu verdrängen und ich gebrauche sie daher auch in vorliegender Arbeit mit der Abänderung, dass ich das Gebilde als „Lumbalwulst“ bezeichnen möchte. Ich halte dies darum für besser, weil damit die Lage genauer angegeben wird als durch die Bezeichnung „Dorsalwulst“, die den Anschein erweckt, als handle es sich hier um die Betonung des Gegensatzes zu einem Gebilde der Ventralseite des Rückenmarkes. Man könnte es auch als lumbalen Gliawulst bezeichnen, um den Ort seines Vorkommens mit seiner histologischen Charakterisierung zu verbinden. Hiergegen spricht aber nicht nur die Umständlichkeit des Ausdruckes, sondern auch die Tatsache, dass die Benennung „Gliawulst“ der histologischen Eigentümlichkeit dieses Gewebes zum mindesten unvollkommen Rechnung trägt. Diese Veränderung des Namens in „Lumbalwulst“ mag aus der Arbeit selbst ihre Rechtfertigung erfahren.

Eine erneute Untersuchung des Lumbalmarkes der Vögel erschien mir trotz einer relativ umfangreichen Literatur wünschenswert, da immer noch eine Reihe von Verhältnissen makroskopischer wie mikroskopischer Art nicht genügend klargelegt waren. So sind bis jetzt die Beziehungen schon topographischer Art des Lumbalwulstes zum Becken, zu den Meninges, zu den Spinalnerven etc. nicht oder nur ungenügend bekannt gewesen. Auch über die Massenverhältnisse der einzelnen Segmente des Lumbalmarkes herrschten unklare Vorstellungen. Aber auch die Anwendung neuer Methoden (bessere Färbeverfahren, Imprägnationsmethode) liessen eine Bereicherung unserer Kenntnisse über den histologischen Bau und die Ontogenese des Lumbalwulstes erwarten. Denn gerade deshalb, weil dieses Gewebe im erwachsenen Zustande so sehr von den übrigen Geweben abweicht, war auch die Hoffnung berechtigt, hier einen abweichenden Entwicklungsmodus anzutreffen. Dann aber sind unsere Kenntnisse der Neuroglia sowohl als auch der Nervenzellen der erwachsenen Vögel geringe; denn die vielen Arbeiten über das Vogelrückenmark, welche seit dem Aufkommen der Versilberungstechnik erschienen (ich erinnere nur an die bahnbrechenden Arbeiten von Golgi, Ramon y Cajal, Kölliker, v. Lenhossék u. a. m.), beschränkten sich aus-

schliesslich auf das werdende Mark. Sie haben viel zur Erweiterung unserer allgemeinen Kenntnisse des Zentralnervensytems beigetragen, aber die spezielle Kenntnis des Rückenmarks der Vögel erfuhr dadurch wenig Bereicherung, weil der Zweck der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen am Vogelmark darin bestand, Materialien für das Verständnis des Rückenmarks der Säuger, speziell des Menschen, zu beschaffen. Einen Beitrag in dieser Richtung zu liefern, betrachte ich als einen weitern Zweck meiner Arbeit. Ausserdem kommen aber für mich noch zwei, von den Autoren nicht gewürdigte Aufgaben hinzu, einmal, die Stellung dieser Gewebeform im System der nervösen Gewebe zu präzisieren, dann aber auch die physiologischen Bedingungen zu analysieren, welche zur Ausbildung dieses Gewebes führen mussten.

Ich begann meine Arbeit zu Anfang des Jahres 1902 auf Anregung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. Rud. Burckhardt. Für all die Ratschläge, mit denen er mir stets zur Seite stand, gebührt ihm mein wärmster Dank. Auch dem Direktor der zoologischen Anstalt der Universität Basel, Herrn Prof. Dr. Fr. Zschokke, bin ich für das wohlwollende Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

Einen Teil meines Materials, nämlich die einheimischen Raubvögel, beschaffte ich mir selbst. Des Ferneren erhielt ich Material aus dem hiesigen Zoologischen Garten, sowie von verschiedenen Mitgliedern der ornithologischen Gesellschaft Basel. Das embryologische Material wurde fast ausschliesslich im zoologischen Institut erbrütet, ausserdem verpflichteten mich durch Überlassung von verschiedenen Embryonen Herr Prof. Corning, sowie die Herren Vogel-Lützelmann und Buser-Schoeni von der Ornithologischen Gesellschaft Basel, endlich Herr Fabrikant Wilh. Hofer in Weil, Baden.

Durch das mir zur Verfügung stehende Material sah ich mich auf die Carinaten beschränkt; ich glaube jedoch, dass die Interpretation meiner Befunde durch Untersuchungen an Ratiten kaum Änderungen erfahren wird. Wenn sich vielleicht auch denken liesse, dass die sekundäre Hysteropodie der Laufvögel eine Modifikation, wenigstens der anatomischen Verhältnisse des Lumbalwulstes nach sich ziehen könnte, so spiegelt sich doch, soweit ich die Materie überblicken kann, auch im feinern und

gröbern Bau des Lumbalwulstes jene Einförmigkeit wieder, die ganz allgemein die anatomischen Verhältnisse der Vögel beherrscht. Eine ähnliche Bildung wie dieser Lumbalwulst kommt bei keiner andern Wirbeltiergruppe vor; auch nicht bei den Reptilien, wo sich, zufolge näherer verwandtschaftlicher Beziehungen am ehesten noch ein solcher vermuten liesse. Hierüber später noch einige Worte.

Bei Abschluss meiner Untersuchung verfügte ich über folgendes Material:

A. Erwachsene Vögel.

I. Schwimmvögel:
1. Larus ridibundus.
2. Anas boscas.
3. Anas galericulata.

II. Watvögel:
1. Ciconia alba juv.
2. Vanellus cristatus.
3. Ardea cinerea.
4. Phoenicopterus ruber.

III. Rallen:
1. Fulica atra.

IV. Tagraubvögel:
1. Buteo vulgaris.
2. Milvus regalis.
3. Astur palumbarius.
4. Accipiter nisus.
5. Falco subbuteo.
6. Cerchneïs tinnunculus.
7. Sarcorhamphus papa.

V. Hühnervögel:
1. Gallus domesticus.
2. Phasianus colchicus.
3. Tetrao urogallus.

VI. Tauben:
1. Columba livia.
2. Columba domestica.

VII. Klettervögel:
1. Dendrocopus medius.

VIII. Sing- und Schreivögel:

1. Hirundo urbica.
2. Micropus apus.
3. Lanius collurio.
4. Corvus corone.
5. Garrulus glandarius.
6. Pica caudata.
7. Passer domesticus.
8. Turdus merula.

IX. Eulen:

1. Strix flammea.

B. Embryonen.

Zahlreiche Stadien von

1. Gallus domesticus.
2. Columba domestica.
3. Passer domesticus.

Zur Fixierung und Härtung dienten folgende Flüssigkeiten:

1. Formol-Picrinsäure.

Formol 10 %	50 Teile
Picrinsäure, konzentr. Lösung	50 „

2—3 Tage, dann in Alcohol 70 %.

2. Alcohol-Picrinsäure.

Alcohol 96 %	65 Teile
Picrinsäure, konzentr. Lösung	35 „

2—4 Tage, hernach in Alcohol 70 %.

3. Picrinsäure-Sublimat.

Picrinsäure, konzentr. Lösung	1 Teil
Sublimat, konzentr. Lösung	1 „
Aqua dest.	1 „

12—24 Stunden, nachher in Alcohol 50 % event. Jodalcohol.

Da bei Verwendung von Picrinsäurekombinationen die Objekte eine weit intensivere Färbefähigkeit bewahren, wurde auf den Gebrauch von Kali-bichromicumlösungen verzichtet.

Als Entkalkungsflüssigkeiten verwendete ich:

1. Salzsäurealcohol.

Alcohol 70 %	100 ccm
Salzsäure konzentr.	15 Tropfen

2. Formol-Salpetersäure.

Salpetersäure 10 % mit nachträglicher Härtung in 10 % Formol.

Als vorzügliches Färbemittel erwies sich nach längern Versuchen mit den verschiedenen Hämatoxylin- und Carminpräparaten das saure Hämatoxylin von Ehrlich. Nach einer Färbungsdauer von 2—5 Minuten wurden die Schnitte mehrere Stunden im fliessenden Wasser ausgewaschen, bis intensive Nachdunkelung eintrat. Nach Differenzierung in 5 %iger Essigsäure und nochmaligem Auswaschen in destilliertem Wasser erfolgte rasches Nachfärben in alkoholischer Eosinlösung (1 %). Da sich dieses Verfahren auch am embryonalen Marke bewährt hat (Kernteilungsfiguren konnten bei ganz kurzer Einwirkung des Hämatoxylins äusserst elegant dargestellt werden), so wurde auf Anwendung der sonst üblichen Kernfärbemethoden verzichtet.

Zur Versilberung bediente ich mich ausschliesslich der raschen, doppelten Methode Golgis. Zur Darstellung der Neuroglia wurde das Mark erwachsener Vögel 1—2 Tage in Osmiobichromlösung (1 %ige Osmiumsäure 1 Teil, 3,5 %ige Lösung von Kali-bichrom. 4 Teile) eingelegt und nach kurzem Abspülen in gebrauchter Silbernitratlösung 2—3 Tage in eine 0,75 %ige Argentumnitricumlösung verbracht. Für das embryonale Mark betrug die Dauer des Aufenthaltes in der Osmiobichromlösung nur 12—20 Stunden.

Das Weigertsche Verfahren der Markscheidenfärbung anzuwenden, hatte ich keine Veranlassung, weil durch das vorhin erwähnte Färbeverfahren die Faserbahnen in wünschenswerter Weise dargestellt wurden. Auch liess diese Methode keine weitere Bereicherung unserer Kenntnisse des Lumbalwulstgewebes erwarten und zudem lag eine einlässliche Analyse der Fasersysteme des Rückmarkes der Vögel ausserhalb des Rahmens meiner Arbeit, da sich eine solche Untersuchung über das gesamte Zentralnervensystem erstrecken müsste. Aus dem gleichen Grunde unterliess ich es auch, mit Hilfe der neuern Methoden dem Bau der Gliafasern nachzugehen. Was ich mehr nebenbei hierüber beobachtet, findet sich gegebenen Ortes eingefügt.

II. Historische Übersicht.

Im folgenden gebe ich eine kurze Zusammenstellung derjenigen Autoren, die sich bereits mit dem Studium des Lumbalwulstes befasst haben. Dabei beschränke ich mich auf die Darstellung der prinzipiell wichtigen Ansichten, alles Nebensächliche soll passenden Ortes im Hauptteile meiner Arbeit Erwähnung finden. — Spärlich nur begegnen uns bei ältern Anatomen Beobachtungen über den Lumbalwulst, denn das Rückenmark der Vögel war selten Objekt ihrer Studien und dann nur ein Gegenstand flüchtiger Vergleiche. Ihre Angaben finden sich zusammengestellt bei Nicolai (9), Stilling (27) und Duval (33). Nach diesen drei Autoren ist Nicolaus Steno (1) 1667 der erste gewesen, welcher bemerkt hat, dass das Lumbalmark der Vögel verdickt ist, sich erweitert und auf diese Weise eine „cavitas rhomboïdalis" umschliesse (1, p. 108). Deutlicher spricht sich schon Claude Perrault (2) aus. Er gibt die Maße dieser Bildung an und bemerkt des ferneren: „On a toujours trouvé la cavité que les deux parties écartées laissent au milieu, remplie d'une humeur lymphatique épaisse" (l. c., p. 300). Lange nicht so genau sind die Beobachtungen von M. B. Valentin (3), auch ist seine Kupfertafel, die das Hühnermark darstellt, herzlich schlecht. Das gleiche gilt für den schon in der Einleitung erwähnten Ol. Jacobaeus, der wie gesagt, der Schöpfer des Namens „Sinus rhomboïdalis sacralis" ist (4, p. 317). In den „Leçons d'anatomie comparée" von Cuvier wird der Lumbalwulst nicht erwähnt, wohl aber geschieht dies bei J. F. Meckel in einer Zusatzstelle der von ihm besorgten deutschen Übersetzung; er spricht sogar irrtümlich von einem „Sinus rhomboïdalis" in dem Cervicalmark der Vögel (6, p. 193). Auffallenderweise haben ausser Cuvier auch Gall und Spurzheim (15), diese trefflichen Beobachter, den Lumbalwulst übersehen, ebenso Keuffel (7), der doch seine Dissertation ausschliesslich dem Rückenmarke der Vögel widmete. Dagegen hat der Lumbalwulst erneute Beachtung bei Emmert gefunden. Dieser hat als erster den Zentralkanal des Rückenmarkes entdeckt und die richtige Beobachtung gemacht, dass der „Sinus rhomboïdalis" mit einem wasserhellen, gallertartigen Kügelchen erfüllt ist. Den Boden dieses „Sinus" fand er mit grauer Substanz ausgekleidet und er betrachtete ihn als eine Erweiterung des Zentralkanales (8, p. 377). Die erste gründliche Untersuchung, die sich speziell mit dem Vogelrückenmarke befasst, rührt von Nicolai (9) her; doch stehen auch seine Beobachtungen mancherorts an Genauigkeit denen von Emmert nach. Er scheint auch keine Kenntnis der Arbeiten des letztgenannten gehabt zu haben, was ich unter anderem daraus schliesse, dass ihm die Existenz eines Zentralkanales unbekannt ist. Neben mancherlei irrigen Behauptungen, z. B. dass sich im Lumbalmark von Ardea cinerea auch ein Sinus auf der Ventralseite des Rückenmarkes finde, begegnen wir aber doch einer trefflichen topographischen Beschreibung, sowie einer recht brauchbaren Abbildung vom Zentralnervensystem der Gans (l. c., Taf. II). Angeregt wohl durch die grundlegenden Arbeiten von K. E. von Baer geht auch Nicolai der Ontogenese seines Studienobjektes nach. Beim Hühnchen vom 9.—10. Tag (l. c., Taf. II, Fig. 10), beobachtete er ganz richtig einen Pfropf im „Sinus" und benannte in der

Figurenerklärung diese Bildung als „die eiweissähnliche Flüssigkeit in demselben, wie sie sich zeigt, wenn das Rückenmark in diesem Alter in chemischen Reagentien gehärtet ist". Später, so glaubte Nicolai, soll dann dieser Pfropf wieder verschwinden. Neben einem hier zum erstenmal durchgeführten Vergleich mit dem Ventriculus quartus cerebri ist besonders bemerkenswert der Versuch, die Bildung des Lumbalwulstes auf mechanischem Wege zu erklären. Nicolai dachte sich denselben entstanden einerseits durch Zugwirkung der Lumbalneren (l. c., p. 203), andererseits aber durch ein stärkeres Wachstum der grauen Substanz, welche die Hinterstränge lateralwärts verdrängen (p. 183 und 203). Tiedemann (10, 12) und nach ihm noch eine ganze Reihe Anatomen haben der fraglichen Bildung nur kurz Erwähnung getan und sind meist der unrichtigen Annahme Emmerts beigetreten, dass der Sinus rhomboïdalis eine Erweiterung des Zentralkanales sei. So auch C. G. Carus (11, 15), der erste meines Wissens, der Querschnitte durch das Vogelrückenmark hergestellt und beschrieben hat. Diese Beschreibungen beschränken sich jedoch nur auf die Topographie des Rückenmarkes und können deshalb hier füglich übergangen werden. Auch Burdach (13), Serres (14), Owen (16), Swann (17), Longet (19) und Wagner (20) sind in der Erkenntnis unseres Objektes nicht weiter gekommen, sondern haben sich mit der Wiedergabe der Ansichten von Emmert begnügt. Dagegen brachte Remak (18) neue Tatsachen, indem er als erster den histologischen Bau des Rückenmarkes mit Hilfe des Mikroskopes studierte. Er gibt vom Gewebe des Lumbalwulstes folgende Beschreibung: „Tam in substantia, quae in ventriculo rhomboïdali avium invenitur, substantiae vitreae extus simili, intus non fibras reperi, sed tantum globulos, globulis adiposis (sed aethere non solvuntur) corpuscula nucleata et vasa capillaria" (l. c., p. 18). Auch Hay (22) hat unsere Kenntnisse über das Rückenmark bereichert durch den Nachweis, dass die hinteren Wurzeln nicht der grauen Substanz entstammen, sondern dass sie sich aus Nervenfasern zusammensetzen, die in die Hinterstränge eintreten, dort umbiegen und in longitudinaler Richtung weiter laufen. Am Lumbalwulst selbst hat Hay keine Studien gemacht, wohl aber Natalis Guillot (21), der mit aller Deutlichkeit hervorhob, dass der Zentralkanal nicht mit dem „Sinus" kommuniziert und dass die diesbezüglichen Angaben von Emmert unrichtig sind. Guillots Befunde wurden später von Bratsch und Ranchner (24) bestätigt. Diese Autoren wiesen auch nachdrücklich auf die Anhäufung grauer Substanz im Lumbalmarke hin (l. c., p. 40), und gaben zu diesem Zwecke eine Reihe von Maßzahlen. Sie suchten auch diese Verhältnisse durch eine Anzahl linearer Zeichnungen von Querschnitten durch die verschiedenen Rückenmarksregionen zu veranschaulichen (l. c., Taf. IV, Fig. 36—40). Allerdings sind diese Zeichnungen ungenau, namentlich weist Figur 39 (Querschnitt durch das vordere Lendenmark) eine Anordnung der grauen Substanz auf, wie sie sich nirgends im Vogelrückenmarke findet. Auch den Lumbalwulst scheinen sie bei der Präparation stets herausgerissen zu haben, er findet sich wenigstens nirgends wieder in den Figuren dargestellt, noch im Texte erwähnt. Einen wesentlichen Fortschritt brachte die Arbeit von Metzler (25), denn ausser einigen kurzen belanglosen Notizen

bei Leydig (23, p. 296), finden wir hier die erste histologische Analyse des Rückenmarkes. Metzlers technische Hilfsmittel waren allerdings recht gering. Chromsäurehärtung, ein Rasiermesser, ein primitives Mikroskop, das waren die einzigen Dinge, deren sich die Histologen vor 50 Jahren bedienten. Es ist daher auch zum vornherein begreiflich, wenn manche Angaben Metzlers im Laufe der Zeiten Änderungen erfahren haben. Folgendes sind seine wesentlichen Resultate. Der Zentralkanal verläuft vollständig geschlossen durch den Lumbalwulst und ist nirgends erweitert. Der „Sinus rhomboïdalis“ soll eine Erweiterung der Fissura longitudinalis superior sein und demzufolge ist das ihn erfüllende Gewebe ein Derivat des Bindegewebes. Metzler teilte eben ganz die Ansichten seines Lehrers Bidder, der auch annahm, dass alles, was nicht Nervenzellen waren — und solche glaubten sie nur in den Ventralhörnern zu finden — Bindegewebe sei, folglich auch das Gewebe des Lumbalwulstes, das Metzler als „tela conjunctiva in primo evolutionis gradu“ bezeichnete (l. c., p. 9). Diese Ansichten fanden später auch Aufnahme in das grosse Werk von Bidder und Kupffer (26) unter ausdrücklichster Betonung der bindegewebigen Natur der Hauptmasse des Rückenmarkes. Sie blieben jedoch nicht lange unangefochten, denn wenige Jahre später sprach sich Stilling (27) in seinem gross angelegten Werke über den Bau des Rückenmarkes für rein nervöse Natur des gesamten Rückenmarkes aus. Dies gilt auch für den Lumbalwulst, der hier eine ziemlich eingehende Schilderung nach der makroskopischen, topographischen und histologischen Seite hin erfuhr (l. c., p. 1114). Stilling sah dessen Elemente als blasige Nervenzellen an, die am ehesten mit den Zellen der Substantia gelatinosa centralis des Frosches sich vergleichen lassen. Gleich wie Metzler fand auch er den Zentralkanal mit unverändertem Lumen durch diesen Gewebekomplex verlaufend. Diese Angaben wurden teilweise bestätigt in der 13 Jahre später erschienenen Arbeit von Stieda (28) über das zentrale Nervensystem der Säugetiere und der Vögel. Doch kehrt dieser Forscher mit der Annahme, es sei der Lumbalwulst eine gallertartige Verdickung des (bindegewebigen) dorsalen Piafortsatzes, auf den irrigen Standpunkt von Metzler zurück. Dagegen bestreitet Stieda die blasige Natur der Zellen dieses Gewebes, indem er davon folgende Schilderung entwirft: „Die Substantia reticularis besteht aus einem feinen Netzwerk zarter, miteinander anastomosierender Fäden, — in den Knotenpunkten des Netzwerkes liegen Kerne; demnach betrachte ich die Substantia reticularis als ein Netz von Zellen, welche durch Ausläufer miteinander anastomosieren“ (l. c., p. 8). —

Wenige Jahre später haben sich auch die Physiologen mit dem Lumbalwulst beschäftigt. Sie glaubten hier einen besonders günstigen Ort zum Studium der Reizbarkeit der grauen Substanz gefunden zu haben, denn sie waren der irrigen Ansicht, dass der Boden des „Sinus rhomboïdalis“ durch die graue Rückenmarksubstanz gebildet sei. Wir nennen hauptsächlich Brown-Séquard und Pierret (30a und b), die beobachteten, dass bei einer Reizung des Rückenmarkes in der genannten Gegend Korrelationsstörungen (phénomènes d'ataxie) der hinteren Extremitäten eintreten. Diese Erscheinungen glaubten sie auf einen mechanischen Angriff der grauen

Substanz zurückführen zu müssen.[1]) Doch konnte sich diese Interpretation nicht lange halten. Schon ein Jahr später brachte Math. Duval (32—34) in einer speziell dem Lumbalwulst gewidmeten, eingehenden Untersuchung den Nachweis, dass der Boden des sogenannten Sinus rhomboïdalis nicht von grauer Substanz gebildet werde, sondern durch die grosse ventrale Faserkreuzung (= vordere, weisse Kommissur), und dass die erwähnten Korrelationsstörungen als das Resultat eines Angriffes auf diese Faserkreuzung aufzufassen sind. Aber auch in anderer Beziehung ist die Arbeit von Duval höchst beachtenswert. Zum erstenmal wird der uns interessierende Gewebekomplex mit den modernen Hilfsmitteln der Histologie, mit guten Färbemethoden und stärkeren Vergrösserungen studiert. Ist auch Duvals Ansicht von der Natur dieses Gewebes eine total irrige (er glaubt, dass sie aus blasigen Elementen bestehe), so findet sich hier doch eine grosse Zahl richtiger Beobachtungen topographischer, histologischer und embryologischer Art. Vor allem aber begegnen wir einer scharfen logischen Fassung der Natur der Lumbalwulstelemente: Auf dem Stadium des Keimbläschens verbliebene Neurogliazellen, die dem Epithel des Zentralkanals entstammen, also eine „periëpendymäre Neuroglia". Um die Irrigkeit der von Nicolai überkommenen Ansicht, als sei der „Sinus rhomboïdalis" ein Analogon des Ventriculus quartus cerebri zu erweisen, machte Duval eingehende embryologische Studien an diesen beiden Gebilden. Dabei fand er, dass die Decke des vierten Ventrikels zeitlebens auf der Stufe embryonalen Keimepithels bleibt, während im Gegensatz die Decke des Zentralkanals im Lumbalwulst eine ganz beträchtliche Verdickung erfährt, und dass auch hier der Verschluss des Medullarrohres in den ersten Zeiten des Embryonallebens stattfindet. Weniger klar als bei Duval finden sich die Verhältnisse des Lumbalmarkes der Vögel dargestellt bei Gadow u. Selenka in Bronns „Klassen und Ordnungen" (42). Doch ist es begreiflich, dass in einem Sammelwerke, das die ganze Biologie der Vögel umfassen soll, nicht alle Teile gleich gründlich durchgearbeitet sein können, und dass sich der Autor da und dort auf Compilation angewiesen sieht. In der topographischen und histologischen Schilderung lehnt sich Gadow im wesentlichen an Stieda (28) an, daneben gibt er aber auch eine Reihe eigener Beobachtungen histogenetischer Art, ohne jedoch in der Frage der Ontogenese des Lumbalwulstes weiter zu kommen als Duval. Gadows Angaben sollen im embryologischen Teil meiner Arbeit noch Berücksichtigung finden. Die letzte grössere Untersuchung, die unser Objekt berührt, stammt von P. Lachi, dem Anatomen in Pisa her (48). Ausser mit dem Lumbalwulst befasst sich dieser Autor auch mit dem Studium der peripheren Nervenkerne des Lumbalmarkes der Vögel, die er als lobi accessorii bezeichnet. Genauer als bis anhin finden wir die Beziehungen des Lumbalwulstes zu den Meninges dargestellt, auch die Histologie und die Ontogenese der „sostanza gelatinosa rhomboïdali" erfuhren erneute Berücksichtigung. Mit Geschick widerlegte Lachi die Annahme, als seien die Elemente dieser gelatinösen Substanz

[1]) Zitiert nach Duval (33), die betr. Literatur war mir nicht zugänglich.

blasig (Remak, Stilling, Duval) und gab auf Grund von Färbepräparaten (allerdings nur Stückfärbung, da ihm Schnittfärbung der Brüchigkeit der gelatinösen Substanz wegen nicht gelang) eine sorgfältige Schilderung dieses reticulären Gewebes. Die Versuche mit dem Golgischen Versilberungsverfahren scheinen ihm misslungen zu sein, denn er gibt keine Bilder von Silberpräparaten, auch sind die wenigen fragmentären Angaben über Befunde an solchen so unbestimmt, ja unklar, dass sie nicht verwertet werden können. Einen breiten Raum nimmt bei Lachi die Schilderung der lobi accessorii ein, jener, schon von Gaskell entdeckten Nervenzellengruppen, die den Vorderseitensträngen als schwache Vortreibungen aufgelagert sind und die in metamerer Anordnung sich im Lumbalmarke finden. Weniger gut geraten ist dagegen bei Lachi der histogenetische Teil. Abgesehen von der irrigen Auffassung, als ob die Substantiae gelatinosae centralis, rhomboïdalis et Rolandi morphologisch und genetisch übereinstimmten, beging der italienische Anatom einen argen Fehler mit der Behauptung, dass die Neuroglia eine Bereicherung ihrer Elemente durch sekundär einwandernde Mesoblastzellen erfahre. Diese früher schon von His (41), Valenti (53), Capobianco (72) u. A. vertretene Ansicht darf heute als gänzlich widerlegt betrachtet werden, sodass ich füglich darüber hinweg gehen darf. Dagegen entsprechen die Angaben Lachis über die Ontogenese der lobi accessorii wieder vollständig den tatsächlichen Verhältnissen und auch die Schilderung, die er von der Neuroglia der erwachsenen Gebilde gibt, ist durchaus zutreffend. In der ausdrücklichen Betonung morphologischer und funktioneller Übereinstimmung der Neuroglia der lobi accessorii und der Substantia gelatinosa rhomboïdalis stimme ich ich ihm bei, dagegen hoffe ich weiter unten nachweisen zu können, dass, entgegen Lachi, die Genese dieser beiden Gewebekomplexe eine durchaus verschiedene ist. Es bleibt mir nur noch übrig, der Vollständigkeit halber zwei Autoren anzuführen, die in den letzten Jahren die Anatomie und Histologie des Lumbalwulstes gestreift haben. Da ist zuerst Gegenbaur (68) zu nennen, der in seiner umfangreichen vergleichenden Anatomie Ansichten vertritt, welche 40 Jahre zuvor schon durch Stilling ihre Widerlegung gefunden haben. Gegenbaur behauptet nämlich, dass im Lumbalmark der Zentralkanal zeitlebens als rautenförmige Spalte offen bleibe (Sinus rhomboïdalis) und diese falsche Voraussetzung gibt ihm bequemen Anlass, gegen die entwicklungsmechanischen Versuche von His zu polemisieren (l. c., p. 782). Von der Duval'schen Arbeit, die in seinem Literaturverzeichnis aufgeführt ist, scheint Gegenbaur demzufolge keine eingehende Kenntnis gehabt zu haben. Endlich A. v. Kölliker brachte in seiner letzten Arbeit (75) über die oberflächlichen Nervenkerne des Vogelmarkes keine neuen Tatsachen über den Lumbalwulst. Er beschränkte sich auf den Hinweis auf die Arbeiten von Stieda, Duval und Lachi und widmete sich einzig dem Studium jener peripheren Nervenkerne (lobi accesserii Lachi), die er zu Ehren seines Gehülfen, der ihn zuerst darauf aufmerksam machte, die Hoffmann'schen Kerne benannte.

Nach Abschluss dieses Kapitels erhielt ich noch Kenntnis von einer neueren Arbeit von P. Lachi (52), die sich mit der Embryonalentwicklung

der Neuroglia des Vogelmarkes beschäftigt. Ich werde im entwicklungsgeschichtlichen Teil noch näher darauf eintreten.

Zusammenfassung.

I. Durch die bisherigen Autoren wurden folgende Tatsachen festgestellt:

1. Der Lumbalwulst kommt nur im Dorsalteile des Lendenmarkes der Vögel vor.
2. Es ist ein gallertartiger Komplex reticulären Gewebes, durch das der Zentralkanal mit gleichbleibendem Lumen von vorn nach hinten verläuft.
3. Seine Elemente entstammen dem Ependym des Zentralkanales, aus dem sie durch Wucherung hervorgehen.

II. Folgende Verhältnisse wurden bis anhin nicht oder ungenügend erforscht:

1. Die genauen Beziehungen des Lumbalwulstes zu den Spinalnerven und zum Becken.
2. Die Quantitätsverhältnisse der einzelnen Rückenmarkssegmente.
3. Der feinere Bau des Lumbalwulstes und mit ihm des Lumbalmarkes auf Grund verbesserter Färbeverfahren und der Chromsilbertechnik.
4. Die Ontogenese des Lumbalwulstes.
5. Auch die entwicklungsmechanische Deutung dieses Gebildes wurde viel zu einfach aufgefasst.

III. Anatomie.

Der hier folgenden Beschreibung vom makroskopischen Bau des Lendenmarkes lege ich ein Präparat von Phoenicopterus ruber zu Grunde. Dasselbe findet sich dargestellt in Fig. 1. Ich bemerke vorerst noch, dass die Fasern der sensiblen Wurzeln etwas schematisiert werden mussten, weil sich diese zarten, durchscheinenden Faserplatten nicht anderweitig darstellen liessen. Das Rückenmark der von mir anatomisch untersuchten Vögel zeigt in seinem makroskopischen Bau sehr grosse Übereinstimmung. Die wesentlichsten Abweichungen betreffen einzig das Geflecht der im Becken austretenden Spinalnerven. Da es nun nicht in meiner Absicht lag, die Variationen, die dieses Geflecht innerhalb engerer und weiterer geneologischer Gruppen zeigt zu bearbeiten, — einer solchen Untersuchung müssten auch vergleichend myologische Studien zu Grunde gelegt werden, — so verzichte ich auch, in meinen Abbildungen eine eingehende Analyse der verschiedenen Nervenäste zu geben. — Um das Rückenmark im Zusammenhang mit den Meninges und den Spinalnerven studieren zu können,

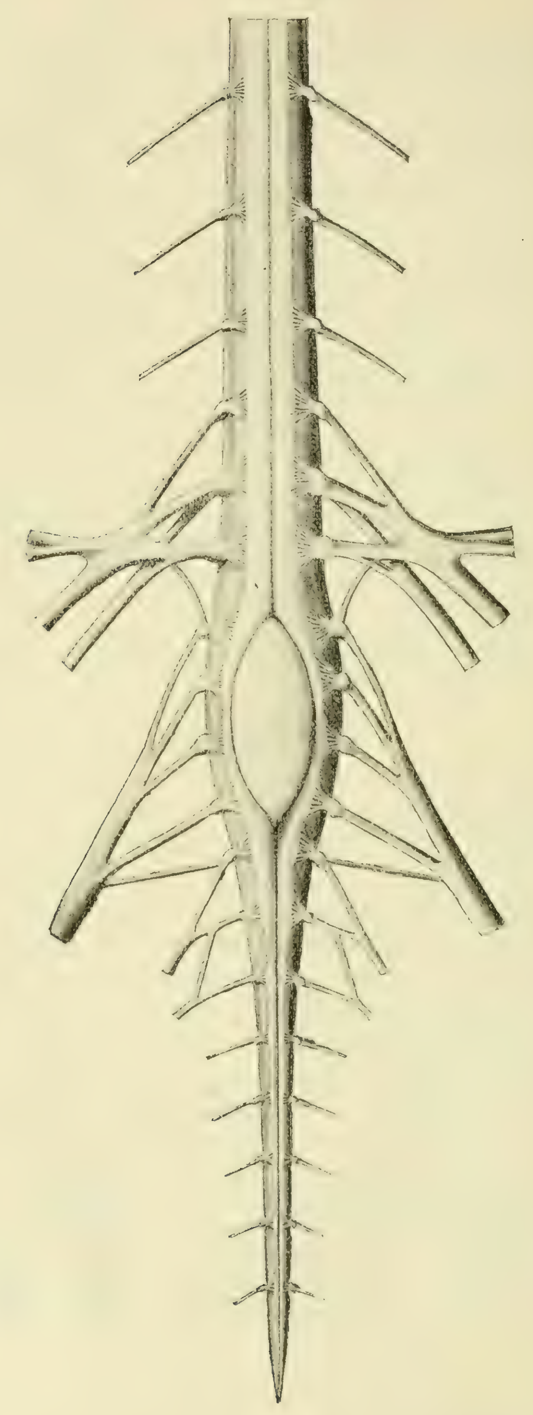


Fig. 1. Rückenmark von Phoenicopterus ruber. Vergr. 2fach.

wurde es entweder ohne vorherige Behandlung mit Chemikalien von der dorsalen Seite her sorgfältig aus dem Becken herauspräpariert. Weniger zeitraubend und auch sicherer gelang die Präparation, wenn die gesamte Wirbelsäule befreit worden war, für 12—24 Stunden in 10proz. Salpetersäure eingelegt wurde. Durch diesen Prozess wurde nicht nur die Knochensubstanz aufgelöst, sondern es wurde auch die Dura mater völlig erweicht, so dass das Rückenmark sich in vollständigem Zusammenhang mit den Spinalnerven aus der Duralscheide herausschälen liess.

Beim Eintritt in das Becken zeigt das Rückenmark eine schwach dorsoventral abgeflachte, zylindrische Gestalt. Median auf der Oberseite verläuft als äusserst feine Rinne der Sulcus longitudinalis dorsalis. Ihm entspricht auf der Ventralseite die als Rinne deutlich wahrnehmbare Fissura longitudinalis ventralis. Parallel zu diesen beiden Rinnen verlaufen auf den Lateralseiten des Rückenmarkes feine Furchen, welche die Ein- resp. Austrittszonen der Wurzelfasern darstellen. Ich bezeichne sie als Sulci dorsolaterales et ventrolaterales. Während im Vorderteile des Lendenmarkes die Wurzelfasern schwach entwickelt und räumlich ziemlich weit voneinander getrennt sind, rücken sie gegen den Lumbalwulst hin einander immer näher, so dass sie dort einen kontinuierlichen Saum bilden. Kaudalwärts werden dann die sie trennenden Zwischenräume grösser und grösser, aber auch in diesen Zwischenräumen, die der aus- resp. eintretenden Wurzelfasern entbehren, sind die sulci ausgebildet. Durch etwa drei Metameren bleibt sich die Gestalt ziemlich gleich. Dann aber beginnt allmählich eine Breitenzunahme des Rückenmarkes sich bemerkbar zu machen. Wir gelangen in das Gebiet der Intumescentia lumbalis. Gleichzeitig vertieft sich auch der Sulcus longitudinalis dorsalis zur eigentlichen Fissur. Aber auch die Sulci dorsolaterales werden deutlicher und dadurch, dass sich ausserhalb derselben immer mehr Depressionszonen bemerkbar machen, verliert das Rückenmark seinen elliptischen Querschnitt und nimmt kantige Gestalt an. Auch die Sulci laterales erheben sich mehr und mehr und springen schliesslich als leistenförmige Kanten vor. Anders sind die Veränderungen auf der Ventralseite des Rückenmarkes. Diese verbreitet sich zusehends und wird allmählich flach. Ausser den Sulci ventrolaterales und der Fissura longitudinalis ventralis machen sich hier auch eine Anzahl Quer-

furchen auf der Aussenseite der Ventralstränge geltend, wodurch das Rückenmark oberflächlich segmentiert erscheint. Wie Lachi zuerst nachgewiesen hat, rühren diese Querfurchen von leistenartig einspringenden, derben Faserbalken der Dura mater her. Mit dem 7. Segment fangen dann auch die Dorsalstränge an, seitlich auszuweichen, um sich erst wieder im 11. Segment zu vereinigen. Diese Richtungsänderung der Dorsalstränge ist ziemlich schroff, so dass der Raum, den sie umschliessen, die Gestalt eines Rhombus hat (der Sinus rhomboïdalis der älteren Anatomen). Das Verhältnis der Länge zur Breite ist im vorliegenden Falle 2,5 : 1,0. Der breiteste Durchmesser liegt hier wie fast bei allen untersuchten Vögeln ein Weniges hinter der Mitte. Aus dieser scheinbar stark erweiterten Fissura longitudinalis quillt als zarter, ovoïder Pfropf, ein Wulst hellen Gallertgewebes empor. Ich bezeichnete diese Bildung in der Einleitung als „Lumbalwulst“ und habe dort auch die Gründe auseinandergesetzt, warum ich mich nicht der Kölliker'schen Bezeichnung „dorsaler Gliawulst“ anschliesse. In der Medianebene überragt dieser Gewebepfropf das Rückenmark wohl um seine doppelte Höhe, aber auch nach den Seiten hin werden die Dorsalstränge fast vollständig von ihm überdeckt. An frischen Präparaten, bei denen nicht etwa durch Verletzung der Meninges der flüssige Inhalt zur Entleerung und der Lumbalwulst zur Schrumpfung gebracht worden ist, erweckt es den Eindruck, als ob unter einer feinen Membran ein glasheller, zitternder Flüssigkeitstropfen eingeschlossen sei. Bei nicht ganz sorgfältiger Präparation wird jedoch der ganze Lumbalwulst herausgerissen, weil die Pia mater in innigem Zusammenhange ist mit einem dichten Flechtwerk von Blutgefässen, welche die einzigen solideren Gewebebalken in diesem Wulste bilden. Das Rückenmark zeigt dann auf der Dorsalseite jene bekannte rautenförmige Vertiefung, den Sinus rhomboïdalis. Werden die Meninges während der technischen Vorbereitung verletzt, so findet sich zuweilen bei Schnitten durch das entkalkte Becken der Detritus dieses Lumbalwulstgewebes auch ausserhalb der Pia mater, wo er teilweise den weiten Beckenkanal ausfüllt. Stets aber lässt sich irgendwo die Perforation der Pia mater nachweisen. Im Gegensatz zu Duval, der annahm, eine solche Verbreitung von Zellmaterial ausserhalb der Pia mater, komme auch bei lebenden Tieren vor, glaube ich

betonen zu müssen, dass sie stets ein Kunstprodukt ist, zurückzuführen auf traumatische Eingriffe während der Präparation. In meinen zahlreichen Schnitten durch das Rückenmark erwachsener Vögel begegnete mir dieser Erguss nach aussen nur ein einziges Mal und hier hatte ich ihn auch anzutreffen erwartet, weil ich absichtlich nach der Entkalkung die Dura mater heftig gezerrt hatte.

Kehren wir zurück zur Schilderung des makroskopischen Aussehens des Lumbalwulstes. Oberflächlich ist derselbe etwa $4^1/_2$ Metameren weit sichtbar, er springt aber spornartig nach vorn und hinten etwa ein Metamer weit vor, nur ist er hier von den eng anliegenden Dorsalsträngen überdeckt. Es muss ausdrücklich betont werden, dass seine Maximalentwicklung mit der grössten Querschnittsbreite der Lendenanschwellung zusammenfällt (vergl. Fig. 1 u. 2). Hinter der Intumescentia lumbalis nimmt das Rückenmark sehr rasch an Volumen ab. Sein Querschnitt hat aber noch reichlich drei Segmente weit den auffallend kantigen Querschnitt den wir vorher schilderten. Auch die lateralen Depressionszonen sind noch eine Strecke weit bemerkbar, doch schon im 13. Segment klingt die Fissura longitudinalis dorsalis aus, ebenso gehen die Sulci laterales ein, das Rückenmark nimmt drehrunde Gestalt an und spitzt sich rasch zu, um als Filum terminale im letzten Schwanzwirbel zu endigen.

Bevor wir nun zur Schilderung der Beziehungen zu den Spinalnerven übergehen, erübrigt uns noch, jener peripheren Nervenkerne zu erwähnen, die von P. Lachi und neuerdings von A. v. Kölliker beschrieben worden sind. Diese Gebilde (lobi accessorii, Lachi, Hoffmannsche Grosskerne, v. Kölliker) sind schon mit schwacher Lupenvergrösserung wahrnehmbar, wenn man das Rückenmark auf der Ventralseite sorgfältig von der Dura mater befreit hat (vergl. Fig. 2, H. $G_{.1}$-H. $G_{.8}$). Man bemerkt dann an den leistenförmig vortretenden Seitenkanten, unmittelbar über dem Ligamentum denticulatum und vor den Austritten der motorischen Wurzeln schwache Vortreibungen der weissen Rückenmarksubstanz. Sie haben die Gestalt einer langgestreckten halben Ellipse und fallen dem geübten Auge durch ihre paarige, streng segmentale Anordnung auf. Lachi (48) sowohl als Kölliker (75) haben darauf hingewiesen, dass diese Nervenkerne nur im Lendenmark vorkommen, ohne sich jedoch über die Bedingungen, welche

diese merkwürdige Lokalisation herbeizuführen vermögen, Rechenschaft zu geben. Ich werde später, bei der Erörterung der Beziehungen des Rückenmarkes zum Becken noch auf diese interessanten Verhältnisse zu sprechen kommen. Lachi schätzt die Zahl dieser Nervenkerne auf 5—8 Paare, ich habe mit Kölliker die Zahl derselben stets zwischen 7 und 8 Paar schwankend gefunden. In Ergänzung zu den Beobachtungen von Lachi und Kölliker, hebe ich noch hervor, dass diese Kerne stets denjenigen Spinalnerven vorgelagert sind, die sich an der Bildung des Beckengeflechtes beteiligen. Den letzten Hoffmannschen Grosskern beobachtete ich vor der ventralen Wurzel des Nervus sacralis. Die am Schwanzgeflecht beteiligten Spinalnervenwurzeln entbehren dagegen stets der Grosskerne. Die schematische Figur 2 veranschaulicht diese erwähnten Verhältnisse noch deutlicher. Ihr liegt ein Präparat von Accipiter nisus zu Grunde und zwar ist nur derjenige Teil des Rückenmarkes dargestellt, der an der Bildung des Beckengeflechtes partizipiert. Cr_1—Cr_5 sind die fünf Wurzeln des Cruralisgeflechtes (vergl. Fig. 2) O_1 und O_2 die beiden Wurzeln des Nervus obturatorius, J_1—J_5 die fünf Wurzeln des Nervus ischiadicus, S die Wurzel des Nervus sacralis, der sich meist gabelt in einen zum Ischiadicus laufenden Ast und einen solchen, der mit P_1, der ersten Wurzel des Pudendusgeflechtes sich vereinigt. HG_1 bis HG_8 sind die acht Paare der den motorischen Wurzeln vorgelagerten Hoffmann'schen Grosskerne.

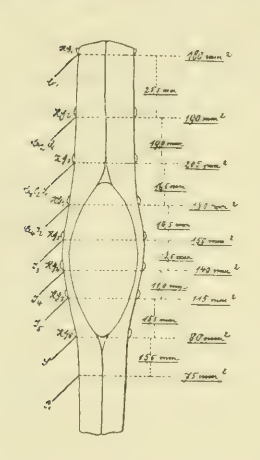


Fig. 2.
Schematische Abbildung des Rückenmarkes von Accipiter nisus. Vergr. 2fach.

Was an dem Vogelrückenmark vor allem auffällt, ist eine scheinbar beträchtliche Verdickung seines Lumbalteiles. Schon N. Steno (1) hat dieses Anschwellen betont und seither ist immer wieder auf eine Vermehrung und Anhäufung der grauen Substanz hingewiesen worden, ohne dass aber je bestimmte Masszahlen dafür gegeben worden wären. Einzig Bratsch und Ranchner (24, p. 40; Taf. IV Fig. 36—40) machten den Versuch,

diese Verhältnisse graphisch darzustellen. Doch begnügten sie sich damit, einzig die Breite des Querschnittes zu messen. Nun erfährt tatsächlich der Rückenmarksquerschnitt eine successive Breitenzunahme in der Intumescentia lumbalis, aber das Faktum der linearen Zunahme bedingt noch nicht ohne weiteres auch eine Vermehrung der Querschnittsfläche der grauen Substanz und damit eine Zunahme des Volumens. Um mir in dieser Frage Klarheit zu verschaffen, habe ich aus einer Schnittserie durch das Rückenmark des Sperbers (Exemplar II ♂ der Tabelle) diejenigen Schnitte herausgesucht, welche unmittelbar hinter den Hoffmannschen Grosskernen, also direkt vor den motorischen Wurzeln liegen. Diese habe ich dann mit dem Abbeschen Zeichenapparat bei achtfach linearer Vergrösserung auf Papier mit Millimeterquadratur entworfen. Dabei ergaben sich folgende Zahlen der Querschnittsfläche der grauen Substanz (an den Diagrammen gemessen):

1.	Schnitt	durch	Cr_1				180	m^2
2.	„	„	Cr_2	O_1			190	„
3.	„	„	Cr_3	O_2	J_1		205	„
4.	„	„			J_2		180	„
5.	„	„			J_3		150	„
6.	„	„			J_4		140	„
7.	„	„			J_5		115	„
8.	„	„				S	80	„
9.	„	„				P_1	75	„

Vergleiche auch Fig. 2 wo diese Maßzahlen ebenfalls eingetragen sind.

Somit ergibt sich die auffallende Tatsache, dass die Querschnittsfläche der grauen Substanz zu Beginn der Lendenanschwellung das Maximum erreicht und dass sie von da an unaufhörlich abnimmt. Diese ganz beträchtliche Abnahme lässt zweifelsohne auf eine Abnahme des Volumens der grauen Substanz schliessen. Dagegen liesse sich höchstens einwenden, die Reduktion könnte durch eine Streckung der einzelnen Segmente kompensiert, ja noch überboten werden. Um die Stichhaltigkeit dieses Einwurfes zu prüfen, habe ich eine grössere Anzahl von Rückenmarkpräparaten, die noch im Zusammenhang mit den Spinalnerven waren, ausgemessen. Schon die flüchtige Besichtigung der Figuren 1, 2 und 3 ergibt, dass die einzelnen Metameren des

Lendenmarkes sich verkürzen und dass die Wurzeln der Spinalnerven gegen den Nervus sacralis hin einander immer näher rücken. Nach hinten, im Pudendusgeflecht erfolgt dann wieder eine beträchtliche Streckung der Segmente. Noch deutlicher als die Figuren, zeigt eine Zusammenstellung der Maßzahlen verschiedener Präparate diese Verhältnisse. Da die absoluten Maßzahlen der beträchtlichen Grössendifferenzen der untersuchten Objekte wegen für eine Vergleichung sich nicht gut eignen, so habe ich alle Längenmaße auf eine Einheit umgerechnet. Als Einheit nehme ich die durchschnittliche Länge jener beiden Segmente an, zwischen welchen der Nervus sacralis durchtritt. Wenn die Gegenbaur'sche Beckentheorie richtig ist, so entsprechen diese beiden Segmente den primären Beckenwirbeln, d. h. denjenigen Wirbeln, deren Querfortsätze das Acetabulum tragen. Diese Einheit ist natürlich von Objekt zu Objekt verschieden, ich bezeichne sie in der Tabelle, welche die Zusammenstellung der betreffenden Maße enthält als Sacralwirbeleinheit (SWE).

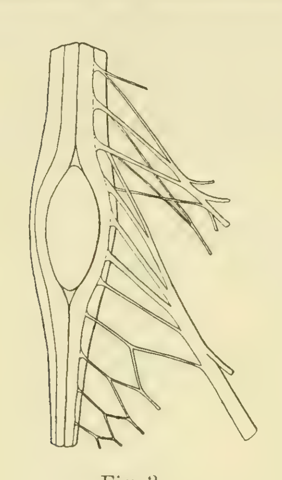


Fig. 3.
Lumbalmark von Accipiter nisus.
Vergr. 2 fach.

Aus dieser tabellarischen Zusammenstellung lässt sich nun verschiedenes deutlich ersehen:

1. Die Verkürzung der Metameren des Rückenmarkes erreicht ihr Minimum fast immer vor den primären Sacralwirbeln, nur ausnahmsweise, bei dem einen Exemplar von Tetrao urogallus, fällt die minimale Länge mit den sacralen Metameren zusammen.

2. Die präsacralen Rückenmarksegmente erreichen ihre beträchtliche Verkürzung stets im Gebiet der Ischiadicuswurzeln.

3. Der Lumbalwulst fällt immer in Bereich der Ischiadicuswurzeln. Er findet sich stets vor dem Nervus sacralis, der sich meist in zwei Äste teilt. Der eine Ast tritt zum Ischiadicus, der andere zum Pudendus communis. Diese Lagenbeziehung des

Lumbalwulstes zur Ischiadicusgruppe ist ein weiterer Grund, der mich bestimmt, Bezeichnungen wie sinus sacralis etc. wie sie sich z. B. in Bronns Klassen und Ordnungen (42, p. 335) finden, als unrichtig zurückzuweisen, denn der Lumbalwulst ist immer präsacral im lumbalen Abshnitt des Beckens gelegen.

Tabelle 1.

Phoenicopterus ruber S.W.E. = 4,5 mm	Sarcorhamphus papa S.W.E. = 4,8 mm	Accipiter nisus I ♀ S.W.E. = 2,5 mm	Accipiter nisus II ♂ S.W.E. = 2,3 mm	Mergus serrator S.W.E. = 2,8 mm
1,66	2,56			
1,66	2,22	1,54	1,98	1,54
1,64	2,01	1,48	1,91	1,50
Cr_1				
1,55	1,53	1,26	1,18	1,46
Cr_2, O_1	Cr_1	Cr_1	Cr_1	
1,35	1,33	1,13	1,71	1,25
Cr_3, O_2	Cr_2, O_1	Cr_2, O_1	Cr_2, O_1	
1,22	1,28	1,12	1,35	1,07
Cr_4, J_1	Cr_3, O_2	Cr_3, O_2	Cr_3, O_2	
1,10	0,92	1,06	1,22	1,00
J_2	Cr_4, J_1	Cr_4, J_1	Cr_4, J_1	
0,82	1,01	0,92	1,08	0,78
J_3	J_2	J_2	J_2	
0,75	1,04	0,80	0,92	0,75
J_4	J_3	J_3	J_3	
0,65	1,18	0,70	0,82	0,71
J_5	J_4	J_4	J_4	
1,00	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**
S	S	S	S	
1,00	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**
P_1	P_1	P_1	P_1	
1,10	1,14	0,80	1,00	1,60
P_2	P_2	P_2	P_2	
1,48	1,14	0,88	0,98	1,53
P_3	P_3	P_3	P_3	
	1,17	0,94	0,98	1,50

Tabelle 2.

Tetrao urogallus I ♂ S.W.E. = 3,9 mm	Tetrao urogallus II ♂ S.W.E. = 4,9 mm	Gallus domesticus I S.W.E. = 4,2 mm	Gallus domesticus II S.W.E. = 3,6 mm	Gallus domesticus III S.W.E. = 4,0 mm
		2,18	2,42	2,25
2,87	2,12	2,09	2,21	2,00
Cr_1	Cr_1			
2,77	2,04	1,62	1,83	1,62
Cr_2, O_1	Cr_2, O_1			
1,67	1,45	1,07	1,37	1,15
Cr_3, O_2	Cr_3, O_2			
1,33	1,30	0,98	1,21	1,10
Cr_4, J_1	Cr_4, J_1			
1,28	0,82	0,96	1,83	1,05
J_2	J_2			
1,54	0,79	0,87	0,83	0,90
J_3	J_3			
1,04	0,78	0,96	0,79	1,75
J_4	J_4			
1,02	0,94	1,14	0,96	1,25
J_5	J_5			
1,00	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**
S	S			
1,00	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**
P_1	P_1			
0,98	1,00	1,03	1,46	1,05
P_2	P_2			
1,64	1,40	1,07	1,91	1,35
P_3	P_3			
1,91	1,43	1,38	1,68	1,50

Aus den Präparaten gehen des ferneren noch folgende Tatsachen hervor:

4. Die Verkürzung der Metameren des Rückenmarkes ist da am beträchtlichsten, wo die stärkste Ischiadicuswurzel entspringt.

5. Hier ist fast immer auch der Lumbalwulst am mächtigsten entwickelt.

6. Die individuellen Schwankungen in der absoluten wie relativen Grösse der Rückenmarksegmente (und damit auch des Beckens) sind recht beträchtlich.

Liess es schon eine Vergleichung der Grösse der Querschnittflächen sehr wahrscheinlich werden, dass nicht eine Anhäufung, sondern eine Verminderung der grauen Substanz in der Lendenanschwellung stattfindet, so wird durch die weitere Erscheinung der Verkürzung der Metameren, die Abnahme der Nervensubstanz zur unzweifelhaften Tatsache. Dies ist um so auffallender, als in dieser Rückenmarksgegend die mächtigsten Nerven abgehen. Schon im Cruralplexus, wo die Metameren beginnen zusammen zu rücken, werden die einzelnen Spinalnerven beträchtlich stärker. Noch grösser ist diese Dickenzunahme bei den Ischiadicuswurzeln (vergl. Fig. 1). Medianwärts der Spinalganglien lösen sich die vorderen Nerven in zwei bis vier Wurzelfasern auf, die sich in die sulci laterales einsenken und sich doch in auf- und absteigende Äste teilen. Je stärker nun die Spinalnerven werden, desto zahlreicher werden diese Wurzelfasern (zehn bis zwölf im Ischiadicusgebiet), sodass sie in den kurz gedrängten Lumbalsegmenten eine über mehrere Metameren sich erstreckende, zarte Faserplatte bilden. Ich habe vorhin auf die ziemlich beträchtliche Abnahme der grauen Substanz in der Lendenregion hingewiesen und betont, dass alle Autoren sich vom äusseren Anschein des Rückenmarkes trügen liessen bei der Annahme einer Vermehrung der Nervensubstanz in der Lumbalanschwellung. Die Vergrösserung des Lendenmarkes rührt aber einzig von der Ausbildung des Lumbalwulstes her, der als mächtiger Pfropf die etwas aufgeworfenen Dorsalstränge überdeckt und scheinbar stark seitlich verdrängt. Eine kleine Vermehrung erfährt allerdings die graue Substanz durch das Auftreten der Hoffmannschen Grosskerne und einer weiteren Gruppe von Nervenzellen, die in die Vorderseitenstränge verlagert ist. Nun sind aber diese peripheren Gruppen ganz kleine Komplexe, die nur segmental mit geringer Längenausdehnung auftreten, auch die in die Vorderseitenstränge verlagerten Nervenzellmassen haben nur geringe Querschnittsfläche. Alles zusammengenommen, können sie wohl die rapide Abnahme der Masse der grauen Substanz etwas vermindern helfen (und zwar nur um ein Weniges), niemals aber diese Reduktion kompensieren oder gar in das Gegenteil umwandeln.

In der Brustregion füllt das Rückenmark den Wirbelkanal fast ganz aus, sodass die Arachnoïdea nur zu mässiger Entwicklung gelangt. Nicht so in der Lumbalregion. Hier erweitert sich der Wirbelkanal lateral und namentlich dorsal so beträchtlich, dass das Rückenmark, trotzdem es doch stark verbreitert ist und auf der Dorsalseite den mächtigen Lumbalwulst aufweist, den Beckenkanal nicht mehr auszufüllen vermag. Es treten daher, ausser einer Auflockerung der Arachnoïdea, weite Lymphspalten auf. Um mir über die Gestalt des Beckenkanales Klarheit zu verschaffen, habe ich einige macerierte Becken mit Wachs ausgegossen und nach dem Erkalten entkalkt. Das erweichte Becken liess sich dann mit Leichtigkeit vom Abguss abschälen. Es zeigte sich nun, dass der Beckenkanal in der Lumbalregion nicht mehr zylindrisch ist, sondern einen ganz charakteristischen Bau aufweist. Sein Boden ist schwach nach innen und oben gewölbt. Dorsolateral und ventrolateral sind nischenartige Ausbuchtungen, an deren Grunde die Nervenlöcher sind. Diese Ausbuchtungen liegen nicht genau übereinander, sondern die oberen, welche die sensiblen Fasern aufnehmen, liegen etwa $^1/_4$ Metamer vor den unteren. Mit diesen seitlichen Ausbuchtungen alternieren nun mehrere starke Querfurchen in der Decke des Sacralkanales, die ihren Ursprung von einer dorsalen Längsfläche nehmen. Anfänglich sind diese Querfurchen ziemlich tief, lateralwärts klingen sie jedoch aus und endigen in der Höhe der oben ewähnten seitlichen Ausbuchtungen. Im Ischiadicusgebiet haben sie den Richtungsverlauf der eintretenden sensiblen Wurzeln, sie verlaufen also schräg nach hinten, die vordersten Furchen jedoch treffen rechtwinklig auf die Wurzeln des Cruralis. Noch eine weitere Eigentümlichkeit ist zu erwähnen. Das diese Querfurchen auskleidende Duragewebe ist meist reich pigmentiert und hat ein schwärzliches Aussehen, während die zwischen ihnen gelegenen Partien des Pigmentes entbehren. Diese Querfurchen in der Decke des Sacralkanales waren bei allen von mir untersuchten Vögeln vorhanden, stets konnten deren acht bis neun konstatiert werden, die in ihrem speziellen Verlauf nur wenig Abweichungen zeigten. Phoenicopterus, bei dem die vorderen Furchen schräg nach vorn ziehen, stellt den einen extremen Entwicklungszustand dar. Accipiter nisus, wo sie alle rechtwinklig von der Medianfurche abspringen, den anderen.

Zusammenfassung.

1. Das Rückenmark der Vögel zeichnet sich durch besondere Eigentümlichkeiten von dem Marke der Säuger aus. Es sind: a der Lumbalwulst; b. die Hoffmannschen Grosskerne; c. der Mangel einer Cauda equina. Als weitere Eigentümlichkeit der Vögel, die mit diesen Bildungen in Zusammenhang zu stehen scheint, ist der sehr stark erweiterte Beckenkanal zu erwähnen.

2. Die Intumescentia lumbalis bedeutet nicht, wie bisher allgemein angenommen wurde, eine Vermehrung der grauen Rückenmarksubstanz. Durch Messung konnte ich feststellen, dass sowohl die Querschnittsfläche der Lateralzonen als die Länge der Metameren im Lumbalmark eine successive, von vorn nach hinten zunehmende Reduktion erfahren. Während die Querschnittsflächen caudalwärts fortwährend abnehmen, erreicht die Metamerenverkürzung im Gebiet der Ischiadicuswurzeln ihr Minimum, weiter hinten strecken sich dann die Segmente wieder. — Die Vergrösserung der Querschnittsfläche des Lumbalmarkes beruht einzig auf der mächtigen Ausbildung des Lumbalwulstes selbst, nicht aber auf einer Volumenvermehrung der grauen Substanz.

3. Der Lumbalwulst (dorsaler Gliawulst, Sinus rhomboidalis) liegt immer präsacral, in der der sog. Lendenanschwellung und im Gebiet der Ischiadicuswurzeln. Er ist oberflächlich etwa vier bis fünf Metameren weit sichtbar und springt, von den Dorsalsträngen überdeckt, spornartig noch etwa ein Metamer weit nach vorn und hinten vor. Seine maximale Ausbildung fällt gewöhnlich mit der grössten Querschnittsbreite und der stärksten Ischiadicuswurzel zusammen.

4. Die Hoffmann'schen Grosskerne (lobi accessorii) finden sich in segmentaler Anordnung im Lumbalmarke. Ich zählte sieben bis acht Paare, die stets den motorischen Wurzeln derjenigen Spinalnerven unmittelbar vorgelagert sind, die sich an der Bildung des Beckengeflechtes (Cruro-Ischiadicusgeflecht) beteiligen. Die hinter dem Nervus sacralis folgenden Spinalnerven entbehren dieser Bildungen.

5. Eine der Cauda equina der Säuger entsprechende Bildung fehlt bei den Vögeln. Hier bilden, in Zusammenhang mit der starken Reduktion des Schwanzmarkes die schwachen postsacralen Spinalnerven das Pudendusgeflecht.

6. Auch der Beckenkanal zeigt im Lumbalmarke Besonderheiten. In allen anderen Regionen wird er vom Rückenmark vollständig erfüllt. Hier aber weitet er sich lateral und dorsal sehr stark aus und zeigt stets ein System von mehr oder weniger tiefen Furchen an seiner Oberseite. Von einer kräftigen dorsomedianen Längsfurche steigen acht bis neun Paar laterale Furchen gegen die Nervenlöcher hinunter.

IV. Histologie.

In der Einleitung wurde bemerkt, das Vogelrückenmark und mit ihm der Lumbalwulst zeige bei den Carinaten ein äusserst einförmiges Gepräge, ohne bedeutende anatomische Abweichungen.

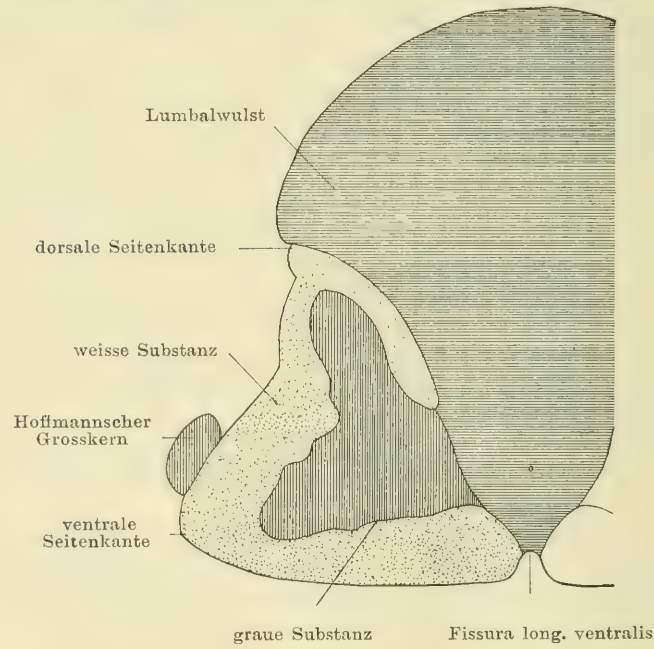


Fig. 4.
Diagramm eines Querschnittes durch das Lumbalmark v. Garrulus glandarius. Vergr. 30 fach.

Das gilt nun auch für die Topographie und Histologie; wie sich diese Verhältnisse bei den Ratiten gestalten, konnte ich selbst mangels Material leider nicht feststellen. Eine kürzlich erschienene Arbeit von George L. Streeter (78) über das Rückenmark

des Strausses bestätigt jedoch die früher geäusserte Vermutung, dass keine wesentlichen Abweichungen vorhanden sind.

Die **topographische Gliederung** des Lumbalmarkquerschnittes mag aus dem Diagramm Fig. 4 ersehen werden, das nach einem Schnitt durch das Gebiet stärkster Ausbildung des Lumbalwulstes bei Garrulus glandarius gezeichnet wurde. Die maximalen Maße dieses Querschnittes betragen:

Höhe 2470 μ
Breite 3420 μ

Schon der Umriss ist total verschieden von dem, was wir sonst am Rückenmark von höheren Vertebraten zu sehen gewohnt sind. Er ist nicht mehr rundlich oder elliptisch, sondern ausgesprochen dreieckig. Die ventrale Begrenzung des Rückenmarkes bildet die Basis dieses Dreieckes; die dorsale Ecke ist, im Gegensatz zu den lateralen Ecken, wohl gerundet. Die beiden Rückenmarkshälften, die wir sonst in der Medianebene vereinigt sehen, sind hier wie auseinandergezerrt in zwei laterale Portionen, die beide die Gestalt liegender, gleichseitiger Dreiecke haben. In der Medianlinie, unter dem Zentralkanal stossen die inneren Ecken dieser Dreiecke zusammen; ihre Grundlinien, die ventralen Grenzen dieser beiden Hälften, liegen in derselben Wagrechten. Zwischen diese beiden Rückenmarksportionen, dorsomedian, schiebt sich ein mächtiger, von oben her keilförmig einspringender Gewebepfropf ein, der bis zur Fiss. long. ventralis heruntersteigt, es ist der Lumbalwulst. In seinem ventralsten Teile verläuft der Zentralkanal. Dorsalwärts erhebt er sich wohl um das doppelte der Lateralportionen über das obere Niveau der Dorsalstränge. Er bildet somit an Stelle der „grauen Kommissur" anderer Rückenmarksregionen die einzige recht lockere dorsale Verbindung der beiden Rückenmarkshälften. Eine weit solidere Verbindung besteht ventralwärts vom Zentralkanal, nämlich durch die hier sehr kräftige ventrale Faserkreuzung (= „weisse Kommissur"). Unterhalb dieser springt der ventrale Kontur des Querschnittes zu einer starken medianen Bucht ein, es ist die Fiss. long. ventralis. Die ganze Ventralseite des Lumbalmarkes ist, wie schon früher (p. 511) geschildert wurde, vollständig flach. Darum ist auch die Grenze zwischen der Ventral- und der Lateralseite (die ventrale Seitenkante beim

Austritt der motorischen Wurzeln) nicht wie sonst im Rückenmark gerundet, sondern winkelig geknickt. Die Lateralseiten des Lendenmarkes konvergieren stark nach oben, im ventralen Teil sind sie etwas vorgewölbt, im dorsalen Teil dagegen ein wenig eingedrückt. Die dorsalen Seitenkanten endlich, die Eintrittsstelle der sensiblen Wurzeln, springen ebenfalls leistenartig vor. Sie werden überdeckt vom Lumbalwulst, der in stark gebogenem Kontur den Rückenmarksquerschnitt dorsalwärts abschliesst.

Dann und wann zeigt der eben geschilderte Umriss als weitere Eigentümlichkeit kleine flügelartige Anhängsel über der ventralen Seitenkante, es sind die Querschnitte der Hoffmannschen Grosskerne.

Für die Schilderung der topographischen Gliederung des Rückenmarksquerschnittes halte ich mich an folgende Normen: Schon im embryonalen Marke lassen sich ohne Zwang Median- und Lateralzonen unterscheiden. Anwesenheit von Ganglienzellen und Längsfasern in letzteren, völliger Mangel dieser Elemente bei ersteren bildet ihr durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal. Die Lateralzonen zerfallen weiterhin in die „graue" und in die „weisse Substanz". Erstere ist charakteriesiert durch grossen Reichtum an Ganglienzellen, letztere setzt sich hauptsächlich aus Längsfasern zusammen. Auch im erwachsenen Marke kann, mutatis mutandis, diese Gliederung eingehalten werden, wenn schon die Medianzonen hier nicht streng den gleichnamigen Zonen jüngerer Embryonen entsprechen. Schon bei ältern Embryonen lässt sich nämlich die Innenzone der Lateralzonen nicht mehr von den Medianzonen abgrenzen, weil sie sich histologisch gleich ausbildet wie letztere und zufolgedessen sich sehr deutlich gegen die graue Substanz abgrenzt. Völliger Mangel an Ganglienzellen und Längsfasern, das Charakteristikum der Medianzonen, herrscht also auch in den zentralsten Teilen der Lateralzonen. Dagegen werden wir antreffen: 1. Stützzellen (Ependym- und Neurogliazellen); 2. Querverlaufende Axenzylinder in der ventralen Faserkreuzung in grosser Zahl; 3. vereinzelte Nervenfasern in der dorsalen Kommissur; 4. ein reiches Blutgefässnetz.

Beginnen wir die **histologische Schilderung** mit dem Zentralkanal.

Der Zentralkanal zeigt recht wechselnde Gestalt. Oft ist er, wie bei allen spätern Embryonalstadien elliptisch bis rundlich, zuweilen aber (vergl. Taf. XXVII, Fig. 1, Fig. 5) im Dorsal- und Ventralteile seines Lumens stark verengt, so dass hier nur noch ein feiner Spaltraum übrig bleibt. Sein Höhendurchmesser schwankt zwischen 20 μ und 40 μ, sein Querdurchmesser zwischen 2 und 10 μ. Im vorliegenden Falle beträgt seine Höhe 30 μ, seine Breite 6,5 μ.

Die Medianzone zerfällt zufolge des histologischen Baues in das Ependym und in das periëpendymäre Lumbalwulstgewebe. Eine Trennung in Ventro- und Dorsomedianzone ist im Lumbalwulst nicht durchführbar, weil dieser gesamte mediane Gewebekomplex, von der Fiss. long. ventralis bis zum Scheitel des Lumbalwulstes einen vollständig gleichartigen histologischen Habitus zeigt.

Das Ependym ist ein äusserst kompaktes Gefüge säulenförmiger Zellen, von ziemlich konstanter Zahl (25—30 pro Querschnitt). Im Gegensatz zu der Anordnung in drei Bündel bei ältern Embryonen (vergl. Taf. XXVII, Fig. 6) sind sie im erwachsenen Marke gleichmässig um den Zentralkanal verteilt. Die Ependymzellkerne sind langgestreckt spindelförmig. Ihre Längsaxe misst 8—10 μ, die Queraxe nur 2—4 μ. Das Chromatin ist sehr stark entwickelt, was aus dem grossen Färbevermögen dieser Kerne hervorgeht; es kleidet die Kernmembran kapselartig aus und entzieht so den Nucleolus der Beobachtung. Ausserhalb der spindelförmigen Ependymzellkerne finden sich noch eine kleinere Zahl rundlich bis elliptischer Kerne, die den erstern unmittelbar anliegen. Alle diese Kerne sind in eine gemeinsame Protoplasmamasse eingebettet, die sich nach aussen hin mit wenigen Fortsätzen verzweigt und in Anastomose mit gleichartigen Ausläufern benachbarter Lumbalwulstzellen treten. Diese gemeinsame ependymäre Protoplasmamasse erscheint mir nur sehr unbedeutend granuliert. Dafür tritt aber eine ausgesprochen fibrilläre Streifung hervor, besonders an stark differenzierten Hämatoxylinpräparaten. Diese Fibrillen, die wohl den sog. Gliafasern (Ranvier 39a, Weigert, 58) entsprechen, fallen besonders am zentralen Ausläufer auf, sowie gegen die hautartig verbreiterten Gliafüsschen hinziehen, die durch ihre mosaikartige Verkittung die Membr. lim. centralis bilden. Aber auch der peripherische

Teil der Ependymzellen zeigt, allerdings in weit geringerer Menge Gliafasern, die sich teils einzeln, teils in schwachen Bündel in die Protoplasmaausläufer fortsetzen und so eine solidere Verbindung mit dem umgebenden periependymären Lumbalwulstgewebe herstellen.

Der Lumbalwulst besteht, wie schon weiter oben gesagt wurde, ausschliesslich aus Stützgewebe. Ganglienzellen und Achenzylinder fehlen hier vollständig. Dafür ist das Gefässnetz sehr stark ausgebildet. Dann und wann, aber nur im proximalsten und distalsten Gebiet des Lumbalwulstes finden sich auch quere Faserbündel eingebettet, die, teils Dendritenfortsätze der Dorsalhornzellen, teils sich kreuzende Hinterstrangkollateralen sind. — Die histologische Analyse des Lumbalwulstes hat, wie schon gesagt, zu recht verschiedenen Resultaten geführt, hauptsächlich wohl darum, weil hier das Gewebe unter dem Einfluss einer bestimmten Funktion sich derart modifiziert hat, dass es einen von der normalen Neuroglia stark abweichenden Bau aufweist. Die Ansichten, ob es sich um ein retikuläres Gewebe handle (Metzler 1855, Stieda 1869, Lachi 1889) oder um ein vesiculöses (Stilling 1859, Duval 1877, Gadow 1887) wechselten denn auch fortwährend. Wie im folgenden gezeigt werden soll, handelt es sich hier um ein reticuläres Gewebe (Substantia reticularis, Stieda). — Zwischen den einzelnen Balken dieses netzförmigen Gewebes sind zahlreiche interzelluläre Lymphräume von polygonaler bis rundlicher Querschnittsgestalt. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 20 und 60 μ. Sie sind im unverletzten Zustande prall mit Lymphe angefüllt, deren beim Fixieren und Härten coagulierende Eiweissverbindungen stets als trübe, diffus gefärbte Massen zu finden sind, und die zuweilen dann als Zellprotoplasma gedeutet wurden (Stilling). Wird aber bei der Präparation die Pia verletzt, so ergiesst sich der lymphatische Inhalt sofort nach aussen, vermischt mit dem Detritus der Stützsubstanz und der zerrissenen Gefässe. Diese Tatsache hat besonders Lachi (48) hervorgehoben und betont, dass solches wohl bei einem reticulären, nicht aber bei einem vesiculösen Gewebe stattfinden könne. — Hat sich die Lymphe aus irgend welchem Grunde teilweise entleert, so sind die einzelnen Balken dieses netzförmigen Gewebes nicht mehr straff gespannt, sondern wellig gebogen und geschlängelt, wodurch dasselbe bei Betrachtung mit schwächern Linsen noch ausgeprägteren blasigen Habitus erhält.

Das Studium der Silberpräparate hat mich dazu geführt, die Elemente des Lumbalwulstes, zufolge ihres eigenartigen histologischen Baues, der wesentlich von dem der übrigen Stützzellen abweicht mit dem besonderen Namen „Ischiocyten“ zu belegen. Damit ist der Ort ihres Vorkommens präzisiert und gleichzeitig eine schwerfällige Bezeichnung, wie etwa „Asterocyten des Lumbalwulstes“ vermieden. Eine genaue Definition des „Ischiocyten“ soll weiter unten bei Besprechung der Silberbilder gegeben werden, die ja stets auch der Ausgangspunkt für die Nomenclatur der übrigen nervösen Elemente gewesen sind. Frühere Bearbeiter des Vogelrückenmarkes haben keine speziellen Benennungen für die Ischiocyten verwendet. — Die Kerne dieser Ischiocyten sind rundlich und messen ca. 5 μ im Durchmesser. Das Chromatin ist in einzelne (3–5) Häufchen verteilt, die durch knäuelige Chromatinfäden miteinander verbunden sind. Auch der Nucleolus scheint von einer Chromatinkapsel umgeben zu sein. Um diese Kerne legt sich ein wenig granulierter Protoplasmaleib, der, ohnehin immer recht schwach, sich oft auf einen kaum wahrnehmbaren Saum reduzieren kann. Von diesem Protoplasmaleib aus strahlen mehrere radiäre protoplasmatische Fortsätze. Gewöhnlich sind es 2–3, selten 4 oder 5 (vergl. Taf. XXVII, Fig. 1 und 2). An sorgfältig behandelten Präparaten verlaufen diese Fortsätze auffallend starr und geradlinig. Hin und wieder zweigen zarte, schlierenartige, scheinbar frei endigende Seitenzweigchen ab, der Hauptast setzt sich aber stets in stumpfwinkelige Verbindung mit den Fortsätzen benachbarter Zellen. Ihre Breite beträgt gewöhnlich 1—1,5 μ, dann und wann können sie aber die Gestalt eigentlicher Protoplasmabänder und -membranen annehmen, die, wenn sie schräg geschnitten sind, leicht Blasenwände vortäuschen. Die Breite dieser bandartigen Fortsätze übertrifft aber wohl kaum 10 μ. In den Protoplasmafortsätzen liegen nun eingebettet, feine dunkelgefärbte unverzweigte fibrillenartige Gebilde, die sich stets mehr oder weniger weit verfolgen lassen, die Gliafasern. Ein, höchstens zwei solcher Fasern sind in jedem Fortsatz eingeschlossen, daneben finden sich aber zahlreiche punkt- oder stummelartige Partikel, die ich als quer oder schief geschnittene Gliafasern deute. Diese oft zahlreichen Faserquerschnitte geben den Protoplasmafortsätzen bei schwächerer Vergrösserung oft

einen scheinbar runzligen oder krausenartigen Kontur, besonders dann, wenn die Protoplasmafärbung schwach ausgefallen ist. Die Gliafasern strahlen nun nicht immer radiär vom Zelleib aus, oft tangieren sie ihn nur, um auf der entgegengesetzten Seite in einen andern Protoplasmafortsatz einzutauchen. Stets aber endigen sie frei. Sie reichen oft auch weit in den Fortsatz einer andern Zelle hinein, sodass es sich nicht entscheiden lässt, welcher der beiden Zellen solche Gliafasern entstammen (vergl. Taf. XXVII, Fig. 1 und 2) Ich finde aber, im Gegensatz zu Weigert (62), Reinke (66) und Yamagiva (71) diese Fasern höchst selten vom protoplasmatischen Teile der Zelle emancipiert, sondern meistens, wenn nicht immer mit dem Protoplasma verbunden. Die einzelnen Ischiocyten sind somit verbunden: 1. durch die unter sich anastomosierenden Protoplasmafortsätze, 2. durch die in ihnen eingebetteten freiendigenden Gliafasern.

Es liegt nun nicht im Rahmen dieser Arbeit, der Frage nach dem Bau und der Bedeutung der Gliafaser im besonderen nachzugehen. Dies mag in einer speziellen Studie geschehen. Für diese Zwecke eignet sich das Lumbalwulstgewebe wie kein anderer Teil des gesamten Zentralnervensystemes. Denn abgesehen davon, dass hier die Stützsubstanz viel lockerer gebaut ist als irgend anderswo, ist ihre Erforschung nicht erschwert durch die sonst überall vorhandenen Ganglienzellen und Fasermassen. Im gesamten Bereich des Lumbalwulstes bleibt der Bau der Stützsubstanz sich annähernd gleich. In den Randgebieten zeigen sich einige unbedeutende Modifikationen. So sind im ventralsten Teil, nämlich gegen die Fiss. long. ventralis hin besonders die sagittal gestellten Fortsätze stark ausgebildet. Hier auch wird das reticuläre Gewebe durchzogen von sich kreuzenden Nervenfasern in grosser Zahl. Die sog. „weisse Kommissur“ ist ganz in dasselbe hineinverlagert. Im apicalen Teile nehmen die Fortsätze an Volumen ziemlich zu, dafür verengen sich die Lymphräume, sodass das Lumbalwulstgewebe ein dichteres Aussehen erlangt. Dies ist namentlich im Grenzgebiet gegen die Pia mater hin der Fall, wo die kurzen Ausläufer der Ischiocyten mit breiten protoplasmatischen Fussflächen ansetzen, um so unter der fibrillär gestreiften, kernarmen Pia mater die Membr. lim. superficialis zu bilden. In ähnlicher Verbindung stehen die Ischiocyten mit den Blutgefässen, die in grosser

Zahl den Lumbalwulst durchziehen. Die Ischiocyten hüllen nämlich die mesodermalen Gefässscheiden als ein dichtes Flechtwerk ein. Sie zeigen stets wohlentwickelte Gliafasern, auch bilden die letzten fussartig verbreiterten Enden der Protoplasmafortsätze eine Grenzhaut, die Membr. lim. perivascularis Die Art dieses Kontaktes lässt sich an Silberpräparaten viel besser übersehen. Während im ventralen Teile des Lumbalwulstes das Stützgewebe unmittelbar in das Gliareticulum der grauen Substanz übergeht und keinerlei Grenzmembran auf weist (vergl. Taf. XXVII. Fig. 6), scheint es oft, als ob gegen das Gebiet der Dorsalstränge hin eine Grenzmembran bestünde. Bei genauem Studium entpuppt sich aber diese „Pialamelle“ (Lachi, 48, p. 275) als Scheide der Blutgefässe, welch letztere neben der Fiss long. ventralis besonders gerne die Grenzzone zwischen Dorsalsträngen und Lumbalwulst beim Eindringen in das Rückenmark benützen. Auf Präparaten, wo keine Blutgefässe in dieser Grenzzone längsgeschnitten sind, lässt sich denn auch an genügend dünnen Schnitten die syncytiale Verbindung der Ischiocyten mit den Stützzellen der weissen Substanz ebenso deutlich ersehen wie weiter unten im Bereich der grauen Substanz. Ventralwärts reicht das Lumbalwulstgewebe bis an die Fiss. long. ventralis hinunter, wo es wiederum mit dem ihm ähnlich gebauten weitmaschigen Stützgewebe der Ventralstränge durch Anastomosen verbunden ist.

Vergleichen wir noch zum Schlusse das Lumbalwulstgewebe des erwachsenen Markes mit den späteren Embryonalstadien. Hierbei verweise ich auf Taf. XXVII. Fig. 1, 2 und 6. Auf den ersten Blick zeigt sich beim Embryo ein viel grösserer Protoplasmareichtum. Die einzelnen Maschen des Reticulums sind hier viel kürzer und kräftiger, die Verzweigung scheint viel reicher zu sein als im erwachsenen Marke. Dafür sind entschieden die Gliafasern schwächer ausgebildet als im erwachsenen Gewebe. In diesem treten sie deutlicher und zahlreicher zutage, während die Protoplasmafortsätze schlanker und gestreckter sind, auch ist die Menge der feinern Nebenäste nicht unbeträchtlich zurückgegangen. Im Laufe der Embryonalentwicklung nimmt also, wie weiterhin genauer dargetan werden soll (vergl. Kap. V), der Protoplasmagehalt beträchlich ab, dafür treten die Gliafasern immer mehr hervor. Zu gleichen Resultaten kam auch Held (76, p. 296) bei der weissen Substanz des Zentralnervensystems höherer Säugetiere.

Mit diesem Hinweis schliesse ich die Besprechung der Färbepräparate des Lumbalmarkes ab, denn es lag nicht in meiner Absicht, die graue und die weisse Substanz des Rückenmarkes zum Gegenstand einer intensiven Bearbeitung zu machen. Was ich etwa noch an Beobachtungen über die Stützsubstanz der Lateralzonen gemacht habe, soll weiter unten, bei der Erörterung der Resultate der Versilberung im Zusammenhang Berücksichtigung finden.

Da ich vergeblich nach einer allgemein zugänglichen Darstellung der Stützsubstanz des erwachsenen Vogelmarkes auf Grund der Chromsilbertechnik suchte, so entschloss ich mich, diesem Teile meiner Arbeit einen grössern Platz einzuräumen als ursprünglich beabsichtigt war. Schon M. v. Lenhossék (61) wies auf den Mangel einer solchen Darstellung hin, er äussert sich (l. c. p. 242) wie folgt: „Das Rückenmark der Vögel ist, soweit es sich um die Entwicklung der Stützzellen handelt, sehr genau und von vielen Seiten untersucht, was aber den fertigen Zustand der „Glia" betrifft, so besitzen wir darüber noch keine auf der Golgi'schen Methode basierende Darstellung und lässt sich einstweilen nicht sagen, ob hier gegenüber dem Reptilienrückenmark ein höherer Zustand erscheint oder noch immer ein embryonaler Typus festgehalten ist. Speziell harrt noch die Frage der Erledigung, ob hier schon ähnliche typische Spinnenzellen wie bei Säugern in die Erscheinung treten. An einigen Präparaten von 15 tägigen Hühnchen glaube ich richtige Asterocyten gesehen zu haben, doch sind die Bilder nicht ganz überzeugend." — Was v. Lenhossék im Jahre 1895 als Desiderat hinstellte, scheint seither noch keine Lösung gefunden zu haben, denn aus dem Zeitraum von 1895 an konnte ich in der mir zugänglichen Literatur keine Arbeit über die „Neuroglia" des erwachsenen Vogelmarkes ausfindig machen. Unmittelbar vor Abschluss der Arbeit kam mir dann noch eine Untersuchung des wiederholt genannten P. Lachi (52) in die Hände. Sie stammt aus dem Jahre 1891 und ist nicht nur v. Lenhossék, sondern wohl auch den meisten andern deutschen Forschern entgangen. Und doch gebührt P. Lachi das Verdienst, die Asterocyten („cellule stellate") im erwachsenen Vogelrückenmarke zuerst gesehen und abgebildet zu haben. Lachi unterscheidet zwei Typen von Asterocyten, erstens vielstrahlige, freiendigende

Langstrahler mit kleinem Zelleib, zweitens Elemente mit grossem Zelleib und meist wenigen, derben Ausläufern, die sich stets an die Gefässe anheften. Erstere, die typischen Langstrahler sind nach ihm in der Minderzahl vorhanden; er nimmt von ihnen eine Entstehung aus Spongioblasten an. Für die Zellen vom zweiten Typus, die die Hauptmasse der Neuroglia bilden und sich auch im Lumbalwulst finden sollen, versucht Lachi mit verschiedenen Begründungen den Nachweis zu liefern, sie seien die Abkömmlinge

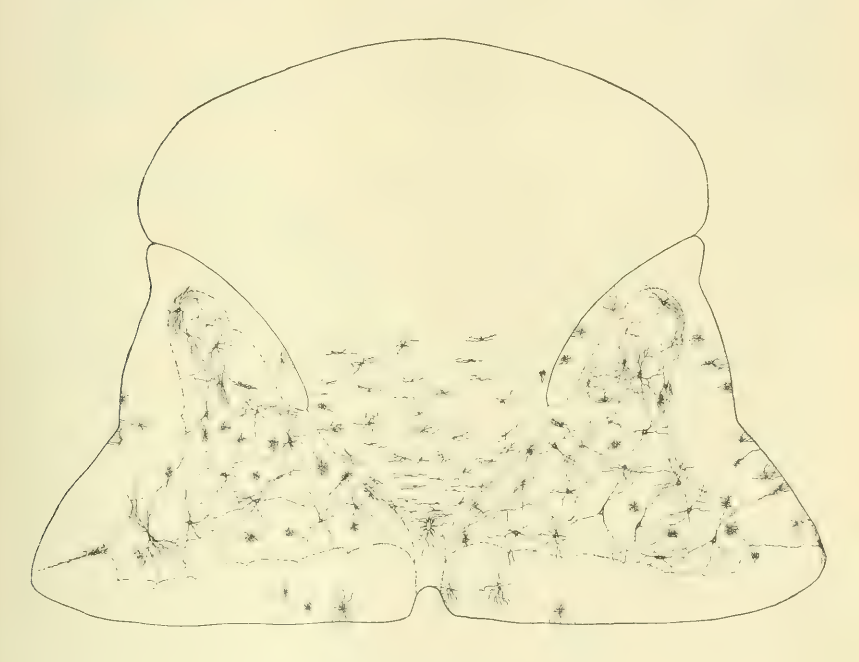


Fig. 5.

Querschnitt durch das Lumbalmark von Accipiter nisus. Vergr. 40 fach.

eingewanderter Mesenchymelemente. — Auch bei Cl. Sala y Pons (60) mögen sich Angaben über die Stützsubstanz des Zentralnervensystems der Vögel finden. Leider war mir das Werk des spanischen Forschers nicht zugänglich, doch konnte ich dank eines mir zur Verfügung gestellten kurzen Excerptes mich davon überzeugen, dass auch Sala y Pons Asterocyten im Vogelrückenmark gesehen hat.

Betrachten wir zunächst an Hand der Silberpräparate (vergl. die Figg. 5 und 6) das Ependym. Es setzt sich, wie bei allen übrigen Vertebraten aus Ependymzellen zusammen, deren peripherische Ausläufer stets frei in der periëpendymären Stützsubstanz endigen. Meist sind diese Fortsätze unverzweigt, dann und wann lassen sich einfache dichotome Gabelungen feststellen. Während anderwärts im Vogelrückenmark die Pilosazellen der Medianzonen bis an die Peripherie hinreichen, haben hier, im Lumbalwulst, diese Elemente den Zusammenhang mit der Membr. lim. superficialis eingebüsst. Ventromedian endigen die Ependymzellen nach kurzem meist geschlängeltem Verlauf frei im Gebiet der ventralen Faserkreuzung. Ganz verschwunden

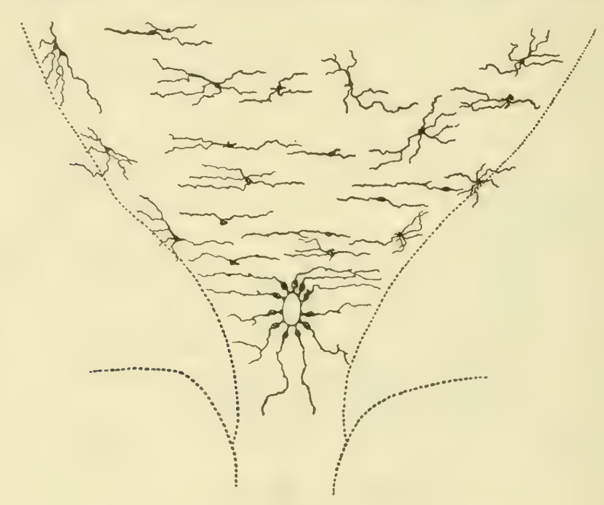


Fig. 6.
Zentralster Teil des Querschnittes Fig. 5.
Vergr. 135 fach.

ist das starke dorsomediane Ependymbündel, das sonst die sog. Rhaphe bildet und dann aus sehr langen kräftigen Pilosazellen besteht. Die wenigen Zellen, welche die Decke des Zentralkanales bilden, sind wohl mit dem Zelleib radiär gestellt, ihr peripherischer Ausläufer biegt aber ausserhalb des Zellkernes sofort scharf um und zieht sich horizontal gegen die graue Substanz hin.

Die periëpendymäre Stützsubstanz, das Lumbalwulstgewebe besteht aus dunkel kaffeebraun gefärbten Zellen,

die, wie schon ein flüchtiger Blick auf Fig. 5 zeigt, im Bau ganz wesentlich von den Asterocyten der übrigen Rückenmarksgebiete abweichen. Ich nenne diese Zellen, weil sie mir bis jetzt nur im Lumbalwulst begegnet sind, „Ischiocyten"; diese Bezeichnung würde natürlich dahinfallen, wenn ein gleicher Typus von Neurogliazellen in andern Rückenmarkspartien gefunden würde. Ischiocyten sind Stützzellen, die sich auszeichnen durch den Besitz eines relativ grossen Zelleibes und weniger derber Fortsätze von auffallend horizontalem Verlauf, die stets an Blutgefässe angeheftet sind. — Ich habe versucht in Fig. 6 einige dieser Ischiocyten im besondern darzustellen.[1]) Am geringsten ist die Zahl ihrer Ausläufer in der Umgebung des Zentralkanales. Oft sind deren nur zwei vorhanden, die in horizontaler Richtung nach den entgegengesetzten Seiten hin verlaufen. Die Fortsätze sind nicht, wie bei den langstrahligen Asterocyten der Säugetiere fein und gerade, sondern derb und zeigen eine charakteristische knorrig gekrümmte Beschaffenheit. Verzweigungen sind selten, wo solche vorkommen (stets nur in der Nähe des Zelleibes), so springen die beiden Teiläste winklig voneinander ab. Ihren horizontalen Verlauf teilen diese bipolaren Ischiocyten mit den Capillargefässen, deren parallellaufende Begleiter sie sind. Zuweilen lassen sich denn auch an den winklig umgebogenen Enden, die konisch verbreiterten Endfüsschen, die in ihrer Summe die Membr. lim. perivascularis bilden, feststellen. Noch weniger zweifelhaft aber sind die Beziehungen der mehrstrahligen Ischiocyten zu den Blutgefässen. Sie finden sich (vergl. Taf XXVII, Fig. 3) hauptsächlich da, wo die sich aufteilenden Capillaren Schlingen bilden. Hier begegnen uns dann, namentlich im Innenteil der Gefässbogen, Ischiocyten mit deutlichem, spindelförmigem Zelleib, von dem aus mehrere, bis zehn derbe Fortsätze entspringen. Doch bewahren diese Zellen, trotz der Mehrstrahligkeit den bipolaren Habitus. Oft sind einige der Ausläufer (vergl. Taf. XXVII. Fig. 3) noch eine Strecke weit zu einem Bündel vereinigt, sie lösen sich aber bald in ihre Komponenten auf. Dass es sich

[1]) Ausser einer kleinen und nicht besonders klaren Abbildung bei Lachi (52) habe ich sonst nirgends in der Literatur Ischiocyten dargestellt gefunden. Auch vermisse ich bei Lachi im Textteil eine Schilderung dieser Elemente.

um Faserbündel und nicht um einzelne sich teilende Gliafasern handelt, darf aus der relativ beträchtlichen Dicke der zentralen Äste ihrer Fortsätze geschlossen werden. Auch die Befunde an Färbepräparaten sprechen für diese Deutung. Bei den mehrstrahligen Ischiocyten sind die Fortsätze wellig gekrümmt und von knorriger Beschaffenheit. Sehr häufig sind auch die konisch verbreiterten Endfüsschen an den Blutgefässen deutlich zu erkennen. Man könnte in Hinsicht auf dieses Merkmal allein die Ischiocyten als „perivasculäre Asterocyten" bezeichnen.

Vergleichen wir nun noch die Bilder, die wir auf Grund der Färbung vom Lumbalwulstgewebe erhalten haben mit denen, die aus der Versilberung resultieren, so scheinen auf den ersten Blick diese beiden Methoden zu fundamental verschiedenen Ergebnissen geführt zu haben. Bei der einen technischen Methode ein allgemeines syncytiales Reticulum, bei der andern ein Filzwerk frei endigender Ausläufer. Und doch lässt sich dieser Widerspruch lösen, wenn wir den durch Versilberung erhaltenen Bildern von Ischiocyten (und mit ihnen den Asterocyten des Zentralnervensystems überhaupt) eine andere Deutung geben, als sie bis anhin gewöhnlich erfahren haben. An Hand von Messungen an Farbepräparaten lässt sich nämlich feststellen, dass die stets über 2 μ breiten Protoplasmafortsätze nicht identisch sein können mit den versilberten Ausläufern in Golgipräparaten, denn deren Dicke beträgt nur wenige Bruchteile von 1 μ. Noch feiner, kaum mehr messbar, sind die Gliafasern. Was also versilbert ist, können nicht die Protoplasmafortsätze sein, es sind nach meinem Dafürhalten die Gliafasern. Da diese bei der Golgitechnik mit einer Chromsilberkruste überzogen werden, ist die versilberte Gliafaser begreiflicherweise dicker als die durchgefärbte. Ausser der Gliafaser gelangt die Kernmembran, die wohl auch eine ähnliche chemische und physikalische Struktur hat, zur Versilberung. Da nun die Gliafasern niemals anastomosieren, sondern stets mehr oder weniger lange, frei endigende Gebilde sind, so erklärt es sich, dass wir auch bei den versilberten Ischiocyten keine Verzweigungen der Fortsätze haben. Findet scheinbar doch dichotome Gabelung von Fortsätzen statt, so handelt es sich wohl nur um eine Aufteilung mehrerer, streckenweise zu einem Bündel vereinigter Gliafasern. Durch die Vergleichung

der Färbepräparate mit den Silberpräparaten lässt sich auch feststellen, dass die Golgi-Methode nicht nur selectiv wirkt in Bezug auf die Zahl der Zellelemente selbst, sondern auch hinsichtlich der Zahl der mit ihr verbundenen Gliafasern. Die Versilberung dringt offenbar stets vom Kern aus nach der Peripherie hin, was vielleicht eine Erklärung dafür ist, dass die versilberten Ausläufer durchschnittlich kürzer sind als die gleichen Elemente in gefärbtem Zustand.

Soviel aber scheint mir sicher aus dem Studium des Lumbalwulstes hervorzugehen, dass bei der Frage nach dem Bau der Neuroglia weder die Auffassung der Golgi'schen Schule, noch die der Anhänger von Weigert unbedingt richtig ist; denn durch die beiden fraglichen Methoden werden nur Teile von Zellen dargestellt. Durch die Golgi'sche Versilberung nämlich, meist nur die Zellkerne und Fragmente von Gliafasern, durch die Weigert'sche hingegen bloss Gliafasern. Nun glaube ich aber überzeugend nachgewiesen zu haben (Taf. XXVII, Fig. 1 u. 2), dass die Stützzellen des Lumbalwulstes nicht nur aus Zellkern, Zelleib und radiären Gliafasern bestehen, sondern dass auch immer deutliche Protoplasmafortsätze vorhanden sind, die unter sich anastomosieren und im Innern die unverzweigten, frei endigenden Gliafasern beherbergen. Ähnliches fand Hardesty (74) in der weissen Substanz des Elephanten und Held (65, 76) im Opticusgebiet und in den Dorsalsträngen des Markes verschiedener Säuger Der Vorwurf, es seien die Silberbilder nur Kunstprodukte (Weigert, 62) ist somit ebenso wenig gerechtfertigt, wie die Annahme, dass die Gliafasern, — ein selbständiges und von den Zellen unabhängig gewordenes Fasergewirr, — die eigentliche Stützsubstanz des Rückenmarkes seien. Vielmehr glaube ich dass durch meine Befunde und die von Hardesty und Held der Beweis erbracht ist, dass die Stützsubstanz des Zentralnervensystems ein allgemeines protoplasmatisches Reticulum ist, verstärkt und versteift, im Interesse mechanischer Festigung durch „Gliafasern“, die durch verschiedene technische Verfahren (Golgi, Weigert) recht verschieden zur Darstellung gebracht werden können.

Werfen wir noch einen kurzen Blick auf den Bau der Neuroglia der übrigen Zonen des Lendenmarkes. Schon Lachi (52, p. 280 ff) schildert zwei Typen von Asterocyten, langstrahlige Elemente mit kleinem Zelleib und kurzstrahlige Elemente mit grösserem Zelleib, die stets in Verbindung mit den Gefässen stehen. Ähnlich sind meine Befunde, doch möchte ich ausdrücklich betonen, dass es sich hier ebenso wenig um streng geschiedene Typen, wie bei den wenig- und mehrstrahligen Ischiocyten, handelt. Es sind vielmehr diese Kurz- und Langstrahler durch Zwischenstufen miteinander verknüpft.

Beginnen wir mit den kurzstrahligen Asterocyten. Sie finden sich in grosser Zahl vorwiegend in der grauen Substanz des Rückenmarkes und zeigen den allbekannten Bau: relativ kurze, reich verästelte, kaffeebraun tingierte Fortsätze von zweifelsohne protoplasmatischer Natur, die den deutlichen Zelleib, in dem auch meist ein Zellkern sichtbar ist, wie ein dichtes Buschwerk umgeben. Sie mögen im allgemeinen einen Durchmesser von 30—50 μ haben, doch kommen auch (vergl Fig. 5) durch einseitiges Wachstum pyramidenförmige Elemente vor, die bis 250 μ Längsdurchmesser besitzen. Bei diesen grössern Elementen sind auch stets die Fortsätze feiner und mit zahlreichen kurzen Seitenästchen besetzt.

Solche kurzstrahligen Elemente leiten successive hinüber zu den langstrahligeren Asterocyten der grauen Substanz. Diese erreichen aber bei den Vögeln lange nicht die Dimensionen wie bei den Säugetieren. So finden sich nur selten Spinnenzellen, die mehr denn 100 μ Durchmesser haben, 50 bis 80 μ ist das gewöhnliche Maß. Die Langstrahler des Vogelmarkes zeigen aber auch nicht denselben Typus wie die gleichnamigen Elemente bei den Säugern. Einmal ist hier der Zelleib deutlich sichtbar, dann ist die Zahl der Ausläufer nur beschränkt, sie beträgt 10, höchstens 25, die zudem noch dann und wann ramificiert erscheinen, alles Merkmale, die bei den Säugern eher für die kurzstrahligen Elemente gelten. Ein weiteres Merkmal, das sie mit diesen letztgenannten Elementen teilen, sind ihre häufigen Verbindungen mit den Gefässen, auch hier scheint ein successiver Übergang zu bestehen von solchen Asterocyten, die allseitig frei endigen bis zu solchen Elementen

wiederum, die überhaupt nur zu den Gefässen Ausläufer senden.

Sehr häufig findet man nämlich um die ebenfalls mitversilberten Gefässe herum ein dichtes, unentwirrbares Flechtwerk von Fasern. Dann und wann gelingt es, einzelne Elemente isoliert zu finden, die immer ein Bild, ähnlich wie in Fig. 4 auf Taf. XXVII darbieten. Der Zelleib ist hier langgestreckt, spindelförmig und sendet nach den Wänden des von ihm begleiteten Blutgefässes Ausläufer in beträchtlicher Zahl, die ausnahmslos mit Endfüsschen an der Gefässscheide ansetzen, hier die Membr. lim. perivascularis bildend. Ich möchte diesen Typus der Neuroglia, welche ihre extremste Anpassungsmöglichkeit als Stützsubstanz der Gefässe darstellt, als Asterosa perivascularis bezeichnen. Sie ist ein Zwischenglied zwischen den ebenfalls nur der Stütze der Blutgefässe dienenden Ischiocyten und den gewöhnlichen multiradiären Asterocyten des Rückenmarkes, die hauptsächlich als Träger der Ganglienzellensubstanz dienen, daneben auch, aber nur in beschränktem Maße, vereinzelte Ausläufer an die Gefässe senden. Doch handelt es sich hier, was ausdrücklich betont sei, nur um besonders auffallende Typen in der grossen Entwicklungsreihe der Neurogliazellen. — Am grössten sind endlich die Elemente, welche an der Bildung der Membr. lim. superficialis beteiligt sind, das Peridym (Asterosa superficialis). Abgesehen wiederum von einer wesentlich kleinern Zahl von Ausläufern, zeigen sie durchaus denselben Bau, wie die Peridymzellen der Säuger. Sie sind die grössten Elemente im Vogelmarke, die stets über 80 μ, sehr häufig bis 250 μ Durchmesser aufweisen. Ausserdem sind sie nicht kaffeebraun gefärbt, sondern stets tiefschwarz inkrustiert. Ihre Entwicklungsgeschichte (vergl. p. 569) gibt begründeten Anlass, sie nicht nur morphologisch, sondern auch genetisch von den Asterocyten zu trennen; denn sie gehen, wie das Ependym, aus den embryonalen Pilosazellen hervor, während die eigentlichen Asterocyten sekundär aus Spongioblasten (Keimzellenabkömmlingen) ihre Entstehung nehmen.

Je nach ihrer verschiedenen Funktion als Stützzellen entweder nur der Gefässe, oder nur der Ganglienzellensubstanz, oder beider gleichzeitig, endlich als Komponenten der Membr. limitantes sind somit die Neurogliazellen sehr diffe-

rent ausgebildet. Die Ischiocyten, die ausschliesslich die Gefässe des locker gebauten Lumbalwulstes mechanisch zu festigen haben und die in ihrer Gesamtheit als mechanisches Füllsel der Rautenspalte zwischen den Dorsalsträngen aufgefasst werden müssen sind durchwegs sehr arm an Fortsätzen, die perivasculären Asterocyten der Lateralzonen des Rückenmarkes sind fortsatzreicher und stets in ihrem Bau stark von den Gefässen beeinflusst, deshalb einseitig entwickelt. An diese Formen schliessen sich jene Asterocyten an, die von



Fig. 7.
Verlauf der Faserbahnen im Lumbalmarksquerschnitt von Accipiter nisus.
Vergr. 35 fach.

Kölliker (63, p. 145) als Kurzstrahler beschrieben hat. Sie senden vereinzelte Ausläufer an die Blutgefässe, die Mehrzahl der Fortsätze dagegen endigen scheinbar frei in der Ganglienzellensubstanz. Diese Elemente finden sich in der grauen Substanz. Solche Asterocyten endlich, die ausschliesslich das stützende Flechtwerk für die Ganglienzellensubstanz liefern, sind

die multiradiären Langstrahler. Wieder anders ist der Bau derjenigen Zellen, die die Grenzmembranen liefern. Sie sind pilös an der Membr. lim. centralis (Ependym, Pilosa centralis) einseitig und oft sehr stark flächenhaft abgeplattet an der Membr. lim. superficialis (Peridym, Asterosa superficialis).

Eine Schilderung des Verlaufes der Faserbahnen unterlasse ich hier aus den eingangs erwähnten Gründen. Dagegen füge ich noch der Vollständigkeit wegen und weil mir in der Literatur keine solche begegnet ist, eine den Faserverlauf innerhalb eines Querschnittes darstellende Figur 7 bei.

Zusammenfassung.

1. Das Lumbalwulstgewebe ist ein allgemeines protoplasmatisches Reticulum, dessen Elemente in syncytialer Verbindung sind.

2. Die einzelnen Protoplasmabalken werden verstärkt und versteift durch unverzweigte, freiendigende Gliafasern.

3. Durch die Golgi-Methode werden die Zellen in ihrer Totalität ebenso wenig dargestellt wie durch die Weigert'sche Gliafaserfärbung. Diese Methode färbt nur die Gliafasern, jene Zellkerne und Teile vereinzelter Gliafasern. Infolgedessen führen beide Methoden zu scheinbar entgegengesetzten Resultaten.

4. Die versilberten Lumbalwulstzellen, die Ischiocyten, besitzen wenige, vorwiegend horizontalverlaufende derbe Fortsätze, die stets mit den Gefässen verbunden sind (perivasculäre Asterosa).

5. Die Stützsubstanz der übrigen Rückenmarksgebiete ist vorwiegend asterös. Sie besteht aus Zellen, deren Form je nach der Funktion sehr verschieden sein kann.

6. Pilös, zuweilen stark flächenhaft ausgebreitet, sind diejenigen Elemente ausgebildet, welche durch Verkittung der Endfüsschen die Membr. limitantes bilden (das Ependym und Peridym), die auch einen gemeinsamen embryonalen Ausgangspunkt haben.

7. Wenigstrahlige Elemente, nur als Stütze der Kapillaren funktionierend, sind die Ischiocyten.

8. An diese schliessen sich die vielstrahligen perivasculären Asterocyten der Lateralzonen.

9. Durch allmähliges Loslösen der Fortsätze von den Gefässen gehen, durch Zwischenstufen verbunden, aus den eben genannten Elementen die multiradiären Kurz- und Langstrahler, die Träger der Ganglienzellensubstanz hervor.

V. Embryonalentwicklung.

Aus der historischen Übersicht geht hervor, dass schon Lachi (48) und Duval (33) sich einlässlich mit der Embryonalentwicklung des Lumbalwulstes befasst haben. Dennoch haben mich zu einer Neuuntersuchung folgende Gründe bewogen: Seit dem Erscheinen der Arbeiten obgenannter Forscher haben unsere Anschauungen über die Nervengewebe durch Einführung des Versilberungsverfahrens fundamentale Änderungen erlitten. Manche Frage, deren Lösung den älteren Neurologen unmöglich schien, ist jetzt bis ins Detail klargelegt. Ganz besonders gilt dies auch von der Entwicklung der Nervengewebe. Die Anwendung der modernen Technik sowohl, als eine schärfere Fassung des Gesehenen liess von vornherein bei unserem Objekte einige Resultate erwarten, war doch dasselbe, abgesehen von einigen gelegentlichen Versuchen von Lachi, bis jetzt noch nicht der Chromsilberbehandlung unterworfen worden. Aber auch sonst waren die bisherigen embryologischen Kenntnisse über den Lumbalwulst teilweise ungenau und lückenhaft. Lückenhaft deshalb, weil sich beide obgenannten Forscher entweder nur mit dem Studium einer geringen Zahl von Entwicklungsstadien begnügten, oder solche meist dem frühesten Embryonalleben entnahmen, wo sie noch nicht von so grosser Bedeutung für die Ontogenese des Lumbalwulstes sind, wie die spätern. Gerade aus den Entwicklungsstadien wo die bedeutendsten histogenetischen Prozesse sich abspielen (14.—16. Tag der Bebrütung), wurden von ihnen keine Embryonen untersucht, oder die Angaben waren quantitativ oder qualitativ ungenügend. Selbst die topographischen Verhältnisse sind in diesen ältern Arbeiten nicht mit hinreichender Genauigkeit dargestellt, was schon aus einer Vergleichung meiner Diagramme mit den Figuren jener früheren Forscher hervorgeht.

Die Chromsilbertechnik auf den Lumbalwulst anzuwenden, stiess auf die Schwierigkeit, dass sein Gewebe der Versilberung besonderen Widerstand entgegensetzt und sich als im hohen Grade vom Zufall abhängig erweist. Den modernen Histologen ist es

wohl gelungen, den Zerfall des Lumbalwulstgewebes beim Färbeverfahren zu verhindern, nicht aber beim Versilbern. Im allgemeinen lässt sich sagen, dass die Dauer des Einwirkens von Kalibichromicumlösung für den Lumbalwulst stets kürzer sein muss, als für die normale Neuroglia, da das Lumbalwulstgewebe infolge seines lockern Baues ein rascheres Eindringen der Reagentien gestattet. Auch nach dem Alter richtet sich begreiflicherweise die Zeitdauer des Fixierens, Härtens und Versilberns, sie ist umso kürzer, je jünger der Embryo ist. Spezielle Angaben finden sich weiter oben auf p. 503.

Eine gegenseitige Kontrolle der Färbe- und Versilberungstechnik war für das Studium der Entwicklungsprozesse noch viel weniger abzuweisen, als für das erwachsener Zustände. Ich stellte daher von einer grossen Zahl Embryonen verschiedenen Alters Serienschnitte von 5 μ Dicke her, die in Hämatoxylin-Eosin gefärbt wurden.

Aus jeder dieser Serien wurde ein typischer Schnitt aus der Lumbalgegend mit dem Abbé'schen Prisma gezeichnet. Für

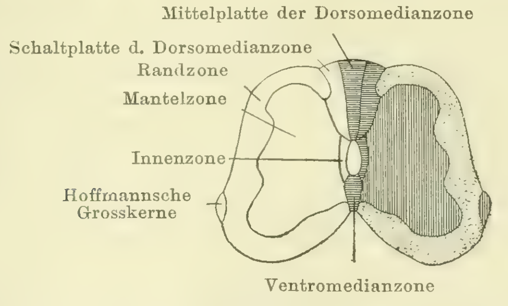


Fig. 8.
Schematische Darstellung der Längszonen des Lumbalmarkes.

die Herstellung der Diagramme befolgte ich folgende Regeln: Aus theoretischen Gründen wurde das Rückenmark in Längszonen zerlegt und diese Zonen in den Figuren durch verschiedene Schraffierung gekennzeichnet. Vor allem unterscheide ich zwischen Median- und Lateralzonen[1]. Die Medianzonen bilden den

[1]) In der Nomenklatur der Zonen lehne ich mich an R. Burckhardt an (59), ebenso in der der Nervengewebe. Die Neuroglia unterscheidet er folgendermaßen: Pilosa, mit beiderseitig an den Membr. lim. befestigten Ausläufern. Asterosa, mit einseitig angehefteten Ausläufern: a) an der Membr. lim. centr.: Ependym; b) an der Membr. lim. superf.: Peridym; c) ohne an den Membr. angehefteten Ausläufern: Asterocyten.

Boden und die Decke des Zentralkanales. Sie unterscheiden sich von den Lateralzonen einmal durch die geringe Mächtigkeit. dann aber auch durch das vollständige Fehlen von Ganglienzellen und Längsfaserbahnen endlich durch den relativ niedrigen Entwicklungszustand ihres Stützgewebes. Die Lateralzonen sind beträchtlich mächtiger ausgebildet und zeichnen sich hauptsächlich durch den reichen Gehalt an Ganglienzellen aus. Die Abgrenzung dieser vier Hauptlängszonen (2 Medianzonen und 2 Lateralzonen) lässt sich stets ohne Schwierigkeit durchführen, denn sie ist nicht nur begründet in dem Vorhandensein oder Fehlen der Ganglienzellen, sondern auch in einem verschieden hohen Entwicklungszustand des Stützgewebes. In den Medianzonen gelangt dasselbe nur ausnahmsweise (im Lumbalwulst) bis zur Stufe primitivster Asterocyten meist bleibt es auf dem Stadium einfacher, pfeilerartiger Stützzellen (Pilosazellen R. Burckhardt) stehen. In den Lateralzonen dagegen gelangt die typische Neuroglia mit ihren zahlreichen Asterocyten (Deiters'sche Zellen) zur Ausbildung.

Eine weitere, untergeordnete Gliederung ist die Trennung der dorsalen Medianzone in die Mittelplatte und die Schaltplatten. Diese Gliederung lässt sich für gewisse Embryonalzeiten ohne Zwang durchführen und soll deshalb erst gegebenen Ortes charakterisiert werden. Auch die Lateralzonen können wir auf Grund des histologischen Aufbaues teilen in: 1. die Innenzone, 2. die Mantelzone, 3. die Randzone.

Die Innenzone ist die dem Zentralkanal unmittelbar anliegende Kernzone. Sie enthält, ausser den Kernen der Ependymzellen, zu einer gewissen Zeit Keimzellen in grosser Zahl. Man könnte sie daher auch Keimschicht nennen. Ich vermeide daher diese Bezeichnung, weil, wie ich später zeigen will, auch die Medianzonen zu gewissen Zeiten grosse Mengen von Keimzellen enthalten können. Die Mantelzone entspricht der grauen Rückenmarksubstanz. Sie enthält ausser dem Stützgewebe die Hauptmasse der Ganglienzellen. In der Randzone endlich, der weissen Rückenmarksubstanz, finden sich nur in Ausnahmefällen Ganglienzellen. Sie besteht der Hauptsache nach aus Stützgewebe, in dessen Maschenwerk die Längsfaserbahnen eingelagert sind. Wir haben also folgende Längszonen (vergl. Figur 8):

I. Medianzonen.

1. Ventrale Medianzone (unteres Keilstück, Bodenplatte His)
2. Dorsale Medianzone (oberes Keilstück, Deckplatte His)
   a) Mittelplatte
   b) Schaltplatten

II. Lateralzonen.

1. Innenzone (ependymale Kernzone, Innenzone His)
2. Mantelzone (Mantelschicht His)
3. Randzone (Randschleier His)

Eine andere, oft gebrauchte Gliederung der Lateralzonen. ist die in eine Ventrolateralzone (Grundplatte His) und eine Dorsolateralzone (Flügelplatte His). Ich verwende diese Zonengliederung auch dann und wann aus praktischen Gründen, aber unter ausdrücklicher Betonung, dass es sich hierbei um eine mehr oder weniger willkürliche und künstliche Abgrenzung beider Zonen gegen einander handelt. Bei der oben zusammengestellten Zonengliederung hingegen sind bestimmte histologische Merkmale, die sowohl der Stützsubstanz, als auch der Ganglienzellensubstanz entnommen sind, ausschlaggebend gewesen, hier aber beruht die Sonderung lediglich auf einem qualitativen Unterschied in der Zusammensetzung der Ganglienzellensubstanz. Die Ventrolateralzone führt nämlich in ihrem Mantelzonenanteil hauptsächlich motorische Elemente, daneben aber auch sensible. in der Dorsolateralzone dagegen treten die motorischen Elemente zu Gunsten der sensiblen zurück.

In meinen Diagrammen habe ich nun die Zonen, deren Abgliederung sich genügend histologisch rechtfertigen und begründen lässt, graphisch gekennzeichnet:

Die **Medianzonen** sind horizontal schraffiert.

Die **Lateralzonen** sind entweder schraffiert oder punktiert und zwar ist

1. die Innenzone horizontal schraffiert,
2. die Mantelzone vertikal schraffiert,
3. die Randzone fein punktiert.

Ausser den Längszonen des Rückenmarkes sollen aber diese Diagramme noch die Verteilung des Zellbildungsprozesses im

Querschnitt veranschaulichen. Deshalb wurden alle Mitosen als grössere, schwarze Punkte markiert. Um die räumliche und zeitliche Intensität der Entwicklung recht deutlich zur Geltung zu bringen, habe ich in jedem Diagramm die Lage und Zahl der Mitosen von je zehn Querschnitten eingetragen. Bekanntlich ist das Vogelrückenmark seiner starken Kernhäufung wegen für das Studium der Cellularentwicklung nicht besonders geeignet. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass meine Angaben über die Mitosenzahlen nur relativen Wert haben, denn es ist leicht möglich, dass in dem dichten Convolut von Kernen da und dort Mitosen übersehen wurden. Dieser Mangel wird aber wohl dadurch entschuldbar, dass wir bisher überhaupt gar keine, auch nur annähernde Zählungen besassen. Ausserdem wären die absoluten Zahlen nur dann von Wert, wenn wir sie auf die Gesamtzellenzahl des gleichen Querschnittes beziehen könnten. Die Diagramme allein vermöchten nicht, über die histologischen Einzelheiten zu orientieren. Diese sind daher in besonderen Figuren dargestellt.

Zahlreiche Angaben über die frühesten Entwicklungszustände der Ganglienzellen wie der Stützsubstanz finden sich in den klassischen Arbeiten von Golgi (40) S. Ramón y Cajal (50) Falzacappa (46), M. v. Lenhossék (54) und v. Gehuchten (51). Beobachtungen, speziell die Entwicklung des Lumbalmarkes betreffend, haben M. Duval (32, 33) und P. Lachi (48) zusammen getragen. Die beiden letztgenannten lieferten übereinstimmend den Nachweis, dass auch im Lumbalmark der Verschluss des Zentralkanales in den frühesten Zeiten des Embryonallebens, nach dem zweiten Tag (bei 13 Urwirbeln) stattfindet, dass also auch auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Urkunden von einer offenen Rautenspalte im Lumbalmark des erwachsenen Vogels nicht die Rede sein kann (Gegenbaur 68).

1. Hühnchen von 6 Tagen (144 h) Bebrütung.

Maximale Höhe des Querschnittes 385 μ
„ Breite „ „ 290 μ

Das Rückenmark hat ungefähr die Gestalt eines hohen Rechteckes (vergl Fig. 9). Die lateralen Seiten sind etwas eingedrückt, die Ecken abgerundet. Die dorsale Seite ist schmaler als die ventrale, erstere ist etwas mehr gerundet.

Der **Zentralkanal** ist ca. 300 μ hoch, seine maximalste Breite beträgt 45 μ. Im unteren Teil neigen seine Wände stark gegeneinander, sodass es manchmal zu einer scheinbaren Verklebung kommt, eine Erscheinung, die im embryonalen Rückenmarke recht häufig ist. Ventral und dorsal ist dabei stets ein birnförmiges bis dreieckiges Lumen vorhanden.

Die **Medianzonen** sind noch recht schwach ausgebildet, namentlich im dorsalen Bereich des Rückenmarkes, wo die ca. 30 μ hohe Decke des Zentralkanales von einfachen, radiärgestellten Epithelzellen gebildet wird. Seitlich, gegen die „Flügelplatten" hin, strecken sich die anfänglich kubischen Zellen mehr und mehr, sie nehmen pfeilerähnliche Gestalt an, mit konisch verdickten Endfüsschen, die durch Verkittung die Membr. limitantes bilden. Die Epithelzellen gehen hier also in die Pilosazellen über. In den Medianzonen sind die Zellkerne einstweilen noch in einer einzigen Schicht angeordnet und nicht, wie in den Lateralzonen, etagenartig verschränkt. Die Stützzellen der Ventromedianzone sind mehr gestreckt als die der Dorsomedianzone (etwa 6 mal so hoch als breit). Auch sie sind radiär angeordnet, infolgedessen machen sich zwischen ihren peripherischen Fortsätzen kleine, spaltförmige Lücken bemerkbar. — Andere als diese epithelialen und pilösen Elemente finden sich nicht in den Medianzonen.

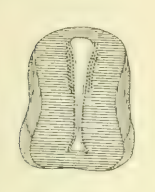


Fig. 9
6 Tage (144 h) Bebrütung
ca. 60fach

Die **Lateralzonen** sind wohl ausgebildet. Vor allem imponiert die Innenzone, die reichlich $^3/_4$ der Mächtigkeit der Lateralzonen einnimmt. Sie ist in der Ventrolateralpartie etwas stärker entwickelt (100 μ) als in der Dorsolateralpartie (90 μ) und setzt sich hauptsächlich aus zahlreichen, ovoïden bis länglich elliptischen Kernen von Pilosazellen zusammen. Obwohl diese Kerne in 10—12 Etagen übereinander geschichtet sind, handelt es sich doch nur um ein einschichtiges Gewebe, dessen langgestreckte Elemente ohne Unterbrechung die beiden Membr. limitantes verbinden. Die Mehrschichtigkeit der Kerne wird vorgetäuscht durch ihre verschränkte Anordnung, die sich leicht aus der starken Häufung und Zusammendrängung erklären lässt.

In der Innenzone finden sich aber auch noch eine kleinere Zahl rundlicher Zellen mit hellem, blasenartigen Protoplasmaleib, deren Kern sich meist in irgend einem Stadium der Karyokinese befindet. His (47) hat diese Elemente zuerst genauer untersucht und sie als Keimzellen bezeichnet. Er sieht in ihnen die Vorläufer der Neuroblasten, der embryonalen Ganglienzellen. Aus Fig. 9 ist zu ersehen, dass die Keimzellen ohne Ausnahme der Wand des Zentralkanales unmittelbar anliegen, dass sie also alle ventrikulär sind. Ultraventrikuläre Mitosen wurden auf diesem Stadium nicht gefunden. Die in Proliferation befindlichen Keimzellen verteilen sich wie folgt:

a) Grundplatten 28
b) Flügelplatten 96.

Die Zellvermehrung ist also am intensivsten in den „Flügelplatten", schwächer in den „Grundplatten", während die Medianzonen wie vorhin erwähnt, der Mitosen überhaupt entbehren. Die Abkömmlinge dieser Keimzellen, die Neuroblasten, werden lateralwärts abgeschoben und gelangen so in die Mantelzone. Dieser Auswanderungsprozess ist so bekannt, dass ich nicht darauf einzugehen brauche.

Die Mantelzone ist im Vergleich zur Innenzone sehr schwach ausgebildet. Sie ist überhaupt nur in den „Grundplatten" deutlich entwickelt, wo sie eine Zellage von höchstens 45 μ Mächtigkeit ($^1/_5$ der Querschnittsbreite des gesamten Rückenmarkes) bildet. Hier stösst sie noch direkt an die Membr. lim. superficialis, während sie sich, ventral rascher als dorsal, zwischen der Innen- und der Randzone auskeilt. Auch die Mantelzone setzt sich aus einer grossen Zahl von Zellkernen zusammen. Doch gehören diese Kerne nicht mehr den Pilosazellen an, sondern den Neuroblasten. Als solche erweisen sie sich sowohl durch den grossen rundlichen Kern, den nicht unbeträchtlichen Protoplasmaleib, namentlich aber auch die von ihnen entspringenden Axenzylinder. Diese sind nach zwei Richtungen hin deutlich zu verfolgen. Von dem ventralen Teil der Mantelzone zieht ein ganzes Bündel schräg nach aussen und unten in das das Rückenmark umgebende Bindegewebe. Es sind die Axenzylinder der motorischen Ganglienzellen-Gruppe. Ein anderes, grösseres Bündel von Axenzylindern verläuft längs dem Lateralrande der Innenzone schräg im Bogen nach unten. (Formatio arcuata His). Diese

Axenzylinder streben alle der ventralen Medianzone zu, wo sie, die ventrale Faserkreuzung bildend, in die andere Rückenmarkshälfte übertreten. Sie gehören sämtlich den Kommissurenzellen an, die vorwiegend im oberen Bezirk der Mantelzone liegen. Motorische Zellen und Kommissurenzellen sind also recht frühe, vor den Strangzellen entwickelt. Während die motorischen Zellen jetzt schon bestimmt lokalisiert sind (im Ventralhorngebiet), wandern die Kommissurenzellen in der Folgezeit aus, um sich allmählich fast über die ganze Mantelzone zu verteilen. Ausser den Axenzylindern der Neuroblasten enthält die Mantelzone noch zahreiche, radiär verlaufende Fasern, die peripherischen Ausläufer der Pilosazellen. Sie erweisen sich als protoplasmatische Fortsätze meist mit einer dichteren axialen Faser, die wohl als „Gliafaser" zu deuten ist, denn bei der Versilberung schwärzen sich nur diese axialen Partien der Pilosazellen; die breiten Protoplasmafortsätze dagegen gelangen nie zur Darstellung.

Die Randzone ist am schwächsten ausgebildet. Sie tritt in zwei getrennten Zonen auf, welche die Mantelzone der Grund- und Flügelplatten bedecken. Aus ihr werden später die Ventral- resp. Seitenstränge. Duval (33, Taf. III) bildet zwar eine einheitliche Anlage der Strangbahnen ab, vielleicht auf Grund von Schnitten durch den proximalsten Teil des Lumbalmarkes, dagegen hat auch Lachi (48, p. 288) diese getrennten Anlagen der Ventral- und Seitenstrangbahnen beobachtet. Durch ihren Mangel an Kernen grenzt sich die Randzone deutlich gegen das übrige Rückenmark ab. Unter dem Mikroskop erscheint sie als ein feines Flechtwerk reich verzweigter Pilosafasern, die unter sich in syncytiale Verbindung treten. In den rundlichen Lücken zwischen den Protoplasmabälkchen, sind als feine dunkle Punkte die Querschnitte der Längsfasern der Strangbahnen bemerkbar. Zwar zeigen die Silberpräparate stets nur unverzweigte radiärgestellte Pilosafasern, während das feine Flechtwerk nicht dargestellt werden kann. Durch einseitige Berücksichtigung der Silberpräparate entstand daher die Lehre, dass die Neurogliazellen nicht durch Anastomose miteinander verbunden seien, sondern dass sie sich bloss verfilzen und durchflechten. Bei einer Vergleichung von Färbepräparaten mit Silberpräparaten scheint es aber als ob die Golgimethode nicht nur selectiv wirke in Bezug auf die Zahl der Elemente, sondern dass auch von den ver-

silberten Zellen nur einzelne Partien (axiale Fasern), die sich durch besondere strukturelle oder chemische Eigenschaften auszeichnen, zur Darstellung gelangen (vergl. auch p. 534). Die Ansicht, es sei die Neuroglia ein allseitiges Maschenwerk, dessen Protoplasmabalken in syncytialer Verbindung sind, wird in jüngster Zeit wieder lebhaft vertreten. Ich erinnere an die neuesten Arbeiten von H. Held (65, 76), Hardesty (74) und His (77), die alle, wenigstens in Betreff der Stützsubstanz wieder auf den vorgolgischen Standpunkt der „Continuität" zurückkehrten. Vergleichen wir nun noch den Zustand des Lumbalmarkes mit den Entwicklungszuständen anderer Rückenmarksgebiete, so finden wir, dass das Lumbalmark in seiner Entwicklung reichlich um zwei Tage hinter dem Thoracalmark zurück ist, denn es zeigt uns den gleichen Zustand wie das Brustmark eines viertägigen Embryos. Dies gilt auch für alle späteren Stadien, immer wieder kann man beobachten, dass die Höhe der Entwicklung von vorn nach hinten abnimmt.

Über die Umgebung des Rückenmarkes ist nur weniges zu sagen. Das gesamte Mesoderm ist auf der Stufe embryonalen Bindegewebes. Weder Meninges noch Becken sind angedeutet. Wohl umschrieben sind dagegen die Urwirbel und die Spinalganglien, die sich eben in Entstehung befinden. Vom Scheitel der Medianzone her dringt ein spezifischer Streifen spindelförmiger Zellen (die sog. Ganglioblasten) vor, die, am Medullarrohr abwärts gleitend, den Spinalganglien zustreben. Durch die Arbeiten von His (35), Balfour (31), Beard (44) und M. v. Lenhossék (53) sind wir des näheren über diesen Vorgang aufgeklärt worden.

2. Hühnchen von 7 Tagen (168 h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 530 μ (385 μ)[1]
Breite „ „ 475 μ (290 μ)

Der Querschnitt (siehe Fig. 10) hat im Umriss annähernd die gleiche Gestalt wie auf dem vorigen Stadium (Fig. 9). Höhe und Breite haben ziemlich gleichmässig zugenommen, die Höhe um etwas weniger, die Breite um etwas mehr als die Hälfte.

[1]) Die eingeklammerten Zahlen sind die entsprechenden Maße des vorangehenden Studiums.

Die Veränderungen im Querschnitt verglichen mit dem vorangehenden Stadium sind folgende:

Der **Zentralkanal** hat an Höhe zu-, an Breite abgenommen (365 μ Höhe, 35 μ Breite). Seine Wände, früher nur gegeneinander geneigt, sind nunmehr in den oberen $^2/_3$ völlig verklebt, so dass nur noch ein grösseres ventrales und ein kleineres dorsales, oft noch ein variables mittleres Lumen vorhanden ist. Da auf diesen frühen Embryonalstadien die Zellvermehrung in der Innenzone der Flügelplatten äusserst intensiv ist, so darf wohl angenommen werden, dass durch ungenügend raschen lateralen Abschub der Keimzellenabkömmlinge die Wände des Zentralkanales vorübergehend medianwärts zusammengepresst werden.

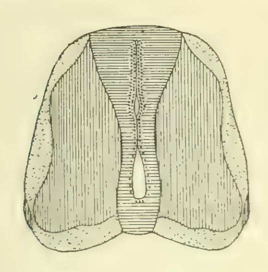


Fig. 10
7 Tage (168 h) Bebrütung
Vergr. ca. 60fach

Die **Medianzonen** haben sich teilweise stark verändert. Die Ventromedianzone hat an Breite eingebüsst, dagegen an Höhe um das Doppelte zugenommen. Diese Höhenzunahme steht im Zusammenhang mit einer beträchtlichen Streckung ihrer Elemente. Da alle Kerne in einer wenig hohen Schicht beisammen liegen, kommt die bekannte tonnen- oder meridianartige Anordnung der Pilosazellen dieser Zone zustande. Zentralwärts von der Kernschicht finden sich da und dort Zellen, die sich in Mitose befinden, also Keimzellen.

Es ist mir nun auf keinem früheren Stadium gelungen, Keimzellen in der ventralen Medianzone nachzuweisen, daher bin ich zu der Annahme genötigt, es handle sich im vorliegenden Falle um eine Teilung von Stützzellen, die möglicherweise auf regressivem Wege wieder den epithelialen Charakter der Keimzellen angenommen haben. Aus den Abkömmlingen dieser Keimzellen können nun keine Neuroblasten entstehen, denn dieser Annahme widersprechen zwei Umstände: 1. ist es unmöglich, auf irgend einem Stadium einen Zusammenhang eines solchen Keimzellenabkömmlings mit einem Axenzylinderfortsatz nachzuweisen, 2. beherbergen die Medianzonen überhaupt keine Ganglienzellen. Es bleibt deshalb nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass aus diesen Keimzellen Pilosazellen entstehen. Diese Ansicht hat nichts

Befremdendes, denn schon Schaper (67, p. 92) hat beim Forellenembryo die Entstehung von Stützzellen aus Keimzellen nachgewiesen. In der Anerkennung dieses Nachweises hat denn auch W. His seine frühere Lehre von der spezifischen Neuroblastennatur der Keimzellen aufgegeben (73, p. 330 ff, 77, p. 18).

In der Dorsomedianzone sind die Veränderungen weniger tiefgreifend, als in der Ventromedianzone. Sie ist gegen früher etwas mehr verbreitert, ihre Elemente haben sich auch ein wenig gestreckt. Sporadisch, aber nur selten, treten Mitosen auf, die, weil die Kerne der Epithel- und Pilosazellen regellos angeordnet sind, regellos zerstreut und nicht wie in andern Zonen ventrikulär lokalisiert sind (vergl. Fig. 10).

Beträchtlicher sind die Veränderungen in den **Lateralzonen.**

Die Innenzone ist stark reduziert, die Mantelzone hat mächtig zugenommen und eine wesentliche Vermehrung zeigt auch die Randzone. Im einzelnen sind die Verhältnisse wie folgt:

Die Innenzone ist einem starken Reduktionsprozess anheimgefallen. Während sie auf dem vorangehenden Stadium ca. $^3/_4$ des Querschnittes einnahm, ist sie nunmehr auf $^1/_7$ in den „Grundplatten" und $^1/_2$ in den „Flügelplatten" zurückgegangen. Um das untere Lumen des Zentralkanales bildet sie eine gleichmässig dicke Zone, über der Mitte des Querschnittes verbreitert sie sich aber zu einem keilförmigen Stück, das dorsal bis an die Membr. lim. superficialis reicht und sowohl graue als weisse Substanz von der Begrenzung des Querschnittes ausschliesst. Aber auch in Bezug auf Zahl der Mitosen haben sich die im vorangehenden Stadium vorhandenen Differenzen gesteigert. Zeigte sich dort schon ein Übergewicht des „Flügelplattenanteils", so hat sich dieses Verhältnis hier noch verschärft. Die Verteilung der Mitosen gestaltet sich folgendermassen:

a) Grundplatten 19 (28 beim Embryo von 6 Tagen).

b) Flügelplatten 103 (48 beim Embryo von 6 Tagen).

War beim vorangehenden Stadium das Verhältnis der Mitosenzahlen in der Grund- und Flügelplatte wie 1 : 1,7, so ist es jetzt 1 : 6,1. — Die Zahl der Pilosakerne hat, wenigstens in den „Grundplatten", stark abgenommen. Hier lagern sie nur noch in 5—6 Etagen übereinander, in den Flügelplatten dagegen lässt sich keine Abnahme konstatieren. Dies rührt wohl daher, dass hier durch die energische Proliferation stets Ersatz geliefert wird für

die lateralwärts in die Mantelschicht abgeschobenen Neuroblasten. In den Grundplatten aber vermag offenbar die Zellvermehrung den durch Auswanderung entstehenden Verlust nicht zu decken, weshalb die Mächtigkeit der Innenzone hier mehr und mehr zurückgeht.

Auch die Mantelzone hat gegen früher gewaltig zugenommen. Auf dem vorangehenden Stadium haben wir sie als schwache Bekleidung der Innenzone angetroffen, nunmehr nimmt dieser Gewebekomplex den grössten Teil der Querschnittsfläche ein. Er zeigt flügelartige Gestalt mit Vortreibungen in den Grund- und Flügelplatten, es sind die Anlagen der Ventral- resp. Dorsalhörner. Der ventrale Teil ist stark verbreitert, der dorsale dagegen keilt aus zwischen die dorsale Medianzone und die Randzone. Obwohl die Neuroblastenbildung in den Flügelplatten weitaus am intensivsten ist, ist die Volumenzunahme der Mantelzone in den Grundplatten doch viel beträchtlicher. Dies rührt zweifelsohne von einem Auswandern der Neuroblasten her. v. Lenhossék (54, p. 115) hat bekanntlich darauf hingewiesen, dass zu einer bestimmten Zeit des Embryonallebens die Vorläufer der Kommissurenzellen von ihrem hauptsächlichsten Bildungsherd, der Flügelplatte, auswandern, zuerst lateralwärts aus der Innenzone heraus, dann ventralwärts nach den Grundplatten hin. Physiologisch ist dieses Phänomen wohl so zu deuten, dass durch diese fortwährenden Dislokationen für neue Neuroblastengenerationen immer wieder Raum geschaffen wird. — Die Umbildung der Neuroblasten in eigentliche Ganglienzellen ist so bekannt und so oft beschrieben worden, dass ich verzichte, darauf einzugehen (vergl. hierüber namentlich M. v. Lenhossék, 61). Die Faserbahnen der Mantelzone haben sich wenig verändert. Als starkes Bündel imponiert immer noch die motorische (ventrale) Wurzel, auch die Formatio arcuata ist noch nachweisbar, wenngleich hier eine allmähliche Auflockerung des Faserbündels (wohl die Folge eines ungleich schnellen Wanderns der zugehörigen Neuroblasten eintritt.

Ausser diesen Faserbahnen verlaufen in der Mantelzone noch zahlreiche radiär gestellte Fasern, die alle dem Stützgerüst des Rückenmarkes angehören. Sie sollen weiter unten im Zusammenhang geschildert werden.

Entsprechend der Mantelzone hat auch die Randzone sich stark verbreitert. Die im vorangehenden Stadium getrennten

Anlagen der Dorsal- und Ventrolateralstränge haben sich im proximalen Teil des Lumbalmarkes durch Gegeneinanderwachsen bereits vereinigt, im caudalen Teil folgt dieser Prozess etwas später nach. Dadurch wird die Mantelzone auch in der Grundplatte von der Membr. lim. superficialis abgedrängt, wie dies früher schon im Gebiet der Flügelplatte stattgefunden hat. Merkwürdigerweise dringen nun in gewissen Partien des Lumbalmarkes die gegeneinanderwachsenden Randzonenpartien etwas in die Mantelzone ein, sodass kleine Komplexe in der Gegend des Ventralhornes abgetrennt werden. Diese kleinen, linsenförmigen Gebiete, die wie eingeschoben erscheinen zwischen der Randzone und der Membr. lim. superficialis, sind von Kölliker (75) als „Hoffmannsche Grosskerne" und von P. Lachi (48) als lobi accessorii bezeichnet worden. Sie erweisen sich bei starker Vergrösserung als ein kompaktes Convolut von Kernen, an denen nur ein sehr unscheinbarer Protoplasmaleib zu beobachten ist. Auch sind diese Kerne so dicht gehäuft, dass es unmöglich ist, sie zu zählen, schätzungsweise mag sich ihre Zahl im Querschnitt auf 25–30 belaufen. Meine Beobachtungen über die Bildung und die ersten Entwicklungsstadien der Grosskerne (7–10 Tag) stimmen völlig mit denen von Lachi (l. c., p. 288) überein, weshalb ich ein näheres Eintreten auf diese Prozesse unterlasse. Kölliker (75) beginnt seine Darstellung von der Entwicklungsgeschichte der Grosskerne erst mit dem 10. Tag. Zu dieser Zeit ist aber der wichtigste erste Prozess ihre Embryonalentwicklung, die Abspaltung und Abtrennung von der Mantelzone, längst vollzogen. Später findet dann nur noch histologische Differenzierung der einzelnen Elemente statt.

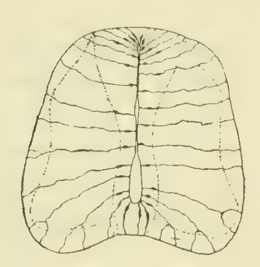


Fig. 11.
7 Tage (165 h) Bebrütung.
Vergr. ca. 60 fach.

Nach dieser ausführlichen Schilderung der Topographie und Histologie an Hand von Färbepräparaten, bleibt mir noch übrig, auch das zu berücksichtigen, was die Golgipräparate lehren. Aus Fig. 11 ist zu ersehen, dass das gesamte Stützgerüst des Rückenmarkes aus Pilosazellen ohne wesentliche Verzweigungen besteht. Die Kerne dieser Zellen liegen stets an der Innenzone,

sodass der peripherische Ausläufer immer wesentlich länger ist als der zentrale. An den Limitantes verdicken sich die Enden der Ausläufer kegelartig; diese mosaikartig gefügten Endkegel sind es, welche die Membr. limitantes bilden. — Den primitivsten Bau zeigen die Pilosazellen der Medianzonen. In der ventralen Medianzone laufen die Stützzellen erst divergent, dann wiederum convergent nach dem Septum mening. ventralis, mit welchem sie scheinbar fest verschmolzen sind. Der peripherische Ausläufer ist hier etwas derber, meist varicös, was ihm stets ein knorriges Aussehen verleiht. Noch genereller ist die Gestalt der Pilosa in der dorsalen Medianzone. Hier sind die Elemente radiär um das dorsale Lumen des Zentralkanales angeordnet und divergieren stark nach aussen. Die beiden Ausläufer sind relativ kurz und kräftig und differiren nur wenig in der Grösse. Durch Streckung, namentlich des peripherischen Ausläufers, gehen diese pilösen Elemente der dorsalen Medianzone allmählich in die langfaserigen Stützzellen der Lateralzonen über. Im Gebiet der „Grundplatte" teilen sich dann und wann die peripherischen Ausläufer, doch handelt es sich stets nur um dichotome Gabelungen in der Nähe der Randzone. Einen auffallenden Gegensatz zu dieser niedern Entwicklungsstufe des Stützgerüstes bildet der bereits hoch differenzierte Zustand der Ganglienzellen. Alle Zellkategorien, die Kommissuren- und Seitenstrangzellen, wie auch ganz besonders die motorischen Ventralhornzellen sind typisch ausgebildet (vergl. 50, p. 35, 61, Fig. 15).

Die mesodermale Umgebung des Rückenmarkes verharrt immer noch auf der Stufe embryonalen Bindegewebes, doch sind Verdichtungen und Anhäufungen von Kernen um die Chorda herum und in der Nähe der Ventralhörner bemerkbar. Zu einer Sonderung in Meninges und Perichondrium ist es jedoch noch nicht gekommen.

3. Hühnchen von 8 Tagen (190h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 700 μ (530 μ)
Breite des Querschnittes 800 μ (475 μ).

Bei einer Vergleichung der Figg. 12 u. 10 fällt eine wesentliche Vermehrung der Querschnittsbreite auf. Der Querschnitt hat nicht mehr aufrecht rechteckige, sondern quer rechteckige Gestalt. Der ventrale Teil ist etwas breiter infolge stärkerer

Zunahme im Grundplattenanteil. Diese Zunahme wird einmal hervorgerufen durch Volumenzunahme der Mantel- und der Randzone, dann aber steht sie in Zusammenhang mit einer starken Ausweitung des Zentralkanales (siehe Fig. 12).

Der Zentralkanal zeigt gleichmässig elliptische Gestalt. Er ist 400 μ hoch und im Maximum 140 μ weit. Seine Wände, auf allen vorangehenden Stadien stark gegeneinander gepresst, haben sich hier weit voneinander entfernt, sodass ein weites Lumen entsteht, wie es auf keinem frühern noch spätern Stadium mehr zu finden ist. Lachi (48, p. 285 f.) beschreibt beim Embryo von 8 Tagen den Zentralkanal als bis auf den untersten Teil obliteriert. Ich konnte jedoch bei meinen sämtlichen Embryonen von 185 bis 195 h Bebrütung einen solchen Zustand nicht beobachten, sodass ich geneigt bin anzunehmen, es handle sich im erwähnten Falle bei Lachi um einen Schnitt durch das hintere Brustmark. Solch grosse Differenzen im Entwicklungszustand der verschiedenen Rückenmarksregionen sind ja etwas Gewöhnliches (vergl. p. 557 u. 569).

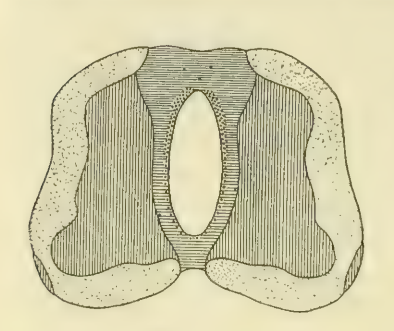


Fig. 12.
8 Tage (190 h) Bebrütung.
Vergr. 50 fach.

In den **Medianzonen** machen sich bereits starke Unterschiede bemerkbar, doch beginnt die Bildung des Lumbalwulstes noch nicht, wie Lachi (48, p. 287) angibt, vielmehr zeigt das Lumbalmark immer noch die gleiche topographische Gliederung, wie die vordern Rückenmarksregionen. Die ventrale Medianzone beharrt vollständig auf dem früher geschilderten Zustand, die dorsale Medianzone dagegen hat bei gleichbleibender Breite ihre Höhe verdoppelt. Dies steht in Zusammenhang mit einer starken Streckung der pilösen Elemente. Ihre Kerne sind stets radiär gestellt, mit der Längsaxe dem Zentralkanal zugekehrt. Dazwischen sind aber noch zahlreiche andere Zellen zu finden, die sich durch etwas geringere Grösse, eine dichte Chromatinkapsel und einen dürftigen Protoplasmaleib, der nicht mehr mit den Limitantes in Zusammenhang steht, von den Pilosa-

zellen der dorsalen Medianzone unterseiden. In ihrem Bau stimmen sie überein mit den Elementen, die His (47, p. 313f) und Schaper (66, p. 106) als Vorläufer der Neurogliazellen mit dem Namen „Spongioblasten" belegen. Diese Zellen behalten noch lange ihre primitiven Eigenschaften bei, was besonders daraus hervorgeht, dass von nun an Mitosen eben dieser Spongioblasten regellos zerstreut in der Dorsomedianzone zu finden sind. Wären diese sich teilenden Zellen „Keimzellen" im Sinne von His, so müssten sie stets dem Zentralkanal angelagert sein. Es findet aber hier ein ganz auffallender Gegensatz statt: in den Lateralzonen — wie noch ausführlicher gezeigt werden soll — grosse Mengen ventriculärer Mitosen, in der Dorsomedianzone dagegen wenige zerstreute ultraventriculäre Mitosen. Wären es dieselben histologischen Elemente in beiden Gebieten, so wäre dieser merkwürdige Gegensatz des Vorkommens nicht zu erklären.

Die **Lateralzonen** haben, abgesehen von einer allseitigen und gleichmässigen Volumenzunahme, ihre Topographie einzig dadurch verändert, dass der ausgeweitete Zentralkanal dem Querschnitt ein etwas anderes Aussehen verleiht. Demzufolge bietet auch die Innenzone ein ziemlich gleiches Bild wie früher. Topographisch und histologisch nahezu identisch mit dem vorangehenden Stadium, zeigt sie einzig in der Zahl der Mitosen einige Abweichungen. Ich zählte nämlich

a) Grundplatten 19 Mitosen (18),
b) Flügelplatten 88 Mitosen (110),

die alle ventriculär gelagert sind. Das Schwergewicht der Zellvermehrung fällt also immer noch in die „Flügelplatten", obwohl die Wachstumsintensität stark nachzulassen beginnt. Wie die Innenzone, so hat sich auch die Topographie der Mantelzone nur unbedeutend verändert. Der Querschnitt hat sich etwas vergrössert und zwar stärker in der Grundplatte, wo die motorische Gruppe als wohlumschriebenen Komplex in die Ventrolateralstränge einspringt. Die Mantelzone wird neben dem immer noch rein pilösen Stützgewebe und den verschiedenen Fasersystemen hauptsächlich aus einer Menge von Ganglienzellen aufgebaut, deren runder Kern und deutlicher Nucleolus sie ohne Schwierigkeit von den Stützzellen, die einen ovalen Kern und unregelmässig verteilte Chromatinkörner besitzen, unterscheiden lässt. Die Kerne der motorischen Zellen sind etwas grösser und von einem deutlicheren

Protoplasmaleib umgeben. Im Dorsalhorn sind die Kerne kleiner, aber auch viel zahlreicher. Ihre runde Gestalt und ihr deutlich sichtbarer Nucleolus lehrt, neben den Silberpräparaten, dass es Ganglienzellen sind, die vorwiegend der Substantia gelatinosa Rolando angehören. In der Deutung dieser Elemente weiche ich hier von Lachi (49) ab, denn er sieht in der Rolando'schen Substanz eine Anhäufung von Neurogliazellen, von denen er glaubt, dass sie, wie das Lumbalwulstgewebe, vom Ependym der Innenzone abstammen. Durch die sich einrollenden Dorsalstränge würde dann nach ihm die Rolandosche Substanz getrennt von der morphologisch wie physiologisch gleichgearteten Substantia gelatinosa rhomboïdalis (Lumbalwulstgewebe), vergl. Lachi (48, p. 283 bis 288, Taf. XV, Fig. 10). Demgegenüber mache ich folgendes geltend: 1. Der Lumbalwulst ist auf diesem Stadium überhaupt noch nicht angelegt, er entsteht erst später infolge starker Proliferation in der Dorsomedianzone. 2. Die Einrollung der Dorsalstränge ist ein Prozess, der sich erst später nach beginnender Wucherung in der Lumbalwulstanlage allmählich bemerkbar macht. 3. Die zahlreichen Mitosen in der Innenzone der Flügelplatten liefern hauptsächlich, wenn nicht ausschliesslich, Neuroblasten und keine Neurogliazellen. 4. Als Neuroblasten qualifizieren sich die Zellen der Rolando'schen Substanz durch den rundlichen Kern, den deutlichen Nucleolus und den einseitigen Ansatzkegel. Von diesen Neuroblasten muss ein schwarmweises Auswandern nach der Peripherie hin angenommen werden. Dafür sprechen in erster Linie die tangential orientierten Kerne und Achsenzylinder. M. v. Lenhossék (61, p. 283 ff) hat meines Wissens zum ersten Male auf diese Massenauswanderung von der Innenzone nach der Peripherie hingewiesen. 5. In den Silberpräparaten sind auf diesem Stadium in der Flügelplatte wohl zahlreiche Fasern von Pilosazellen zu finden. Ihre Kerne sind aber stets in unmittelbarer Nähe des Zentralkanals gelegen. Die Kerne der Dorsalhorngegend gehören wie v. Lenhossék (l. c., p. 365) gezeigt hat, kleinen Ganglienzellen an, die, in grosser Zahl auftretend, das Bild „eines beispiellos dichten, unentwirrbaren Convoluts von minimal kleinen Zellen und Fasern“ darbieten. Das Gleiche gilt nun auch, in Erweiterung der Lenhossék'schen Befunde, für das Vogelrückenmark.

Am stärksten hat sich beim 8tägigen Embryo die Randzone verändert. In ihrer topographischen Anordnung zwar ist sie gleichgeblieben, dagegen hat sie sich um das zwei- bis dreifache verdickt. Diese Verdickung ist besonders augenfällig in der Gegend der motorischen Wurzeln, wo sich nunmehr zwischen die Mantelzone und die Anlagen der Hoffmannschen Grosskerne eine breite Lamelle weisser Substanz einschiebt. Durch eine etwas grössere Zunahme der Seitenstränge treten die Ventral- resp. Dorsalhörner schärfer als bis anhin hervor. Die Faserbahnen sind auf dieser Stufe vollständig angelegt, lassen sich doch aus allen Gebieten der Randzone die in die Mantelzone eintauchenden Collateralen konstatieren.

Bevor ich die Schilderung des Lumbalmarkes ganz verlasse, muss ich noch auf zwei Punkte aufmerksam machen, welche die oft sehr verschiedene Entwicklungshöhe der einzelnen Regionen desselben Rückenmarkes betreffen. Die Golgipräparate lehren, dass die Stützsubstanz des Lendenmarkes (vergl. G. Retzius 56, Taf. 8, Fig. 5) noch durchaus pilösen Charakter trägt zu einer Zeit, wo aber im Brustmark die Stützzellen schon zum grossen Teil ihren Connex mit dem Zentralkanal aufgegeben haben und in die Mantelzone ausgewandert sind (vergl. 61, p. 225, Fig. 27). Einen ähnlichen Entwicklungszustand wie das 8tägige Lendenmark zeigt nach Lenhossék (61, p. 213, Fig. 23) das Brustmark des Hühnchens vom 4. Tag der Bebrütung. Der zweite Punkt betrifft die Dorsalstränge. Während in den übrigen Rückenmarksregionen das mediane Gegeneinanderwachsen noch fortdauert, ist dieser Prozess hier im Lumbalmark zum Stillstand gelangt, die Dorsalstränge beginnen von nun an sich stark nach unten einzurollen und zwischen ihnen wuchert der Lumbalwulst allmählich empor. Anderwärts aber erfolgt das Einrollen erst, nachdem die Dorsalstränge in der Medianebene zusammengestossen sind, was umso früher geschieht, je weiter kopfwärts der betr. Rückenmarksabschnitt gelegen ist.

Die Mesodermalhülle des Rückenmarkes zeigt auch einige Fortschritte. Die Verknorpelung des Beckens hat sich auf die ganze Basalplatte ausgedehnt, die Lateral- und Dorsalpartien jedoch verharren immer noch auf der Stufe straffen Bindegewebes. Sodann beginnen im Ventralteile der Rückenmarkshülle die Meninges sich vom übrigen Mesoderm abzuspalten. Eine

Sonderung in eine Dura, Arachnoïdea und Pia hat aber noch nicht stattgefunden.

4. Hühnchen von 9 Tagen (210 h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 800 μ (700 μ)
Breite „ „ 1100 μ (800 μ).

Mit dem 9. Tag sind wir in die Zeit eingetreten, in der der Lumbalwulst beginnt, sich als ein gesondertes Gewebe vom übrigen Querschnitt zu differenzieren. Die auffallende Veränderung gegenüber dem vorangehenden Stadium hat sich am Zentralkanal vollzogen, dessen Wände in der oberen Hälfte medianwärts zusammen neigen. Abgesehen von einer allgemeinen Zunahme der Querschnittsfläche, haben besonders stark an Volumen zugenommen: die Grundplatte der Mantelzone, die Seitenstrangbahnen und die Dorsomedianzone. Infolge ungleichmässigen Wachstums vergrössert sich die Grundplatte derart, dass der Querschnitt immer mehr von seiner rechteckähnlichen Gestalt abweicht (Fig. 13).

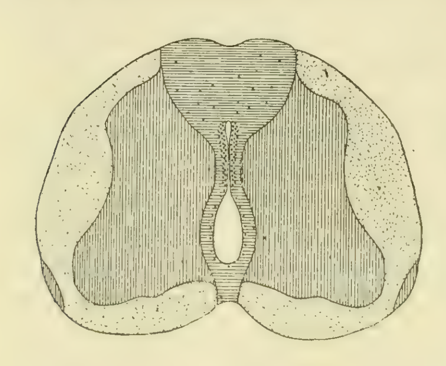


Fig. 13.
9 Tage (210 h) Bebrütung.
Vergr. 50 fach.

Der Zentralkanal hat immer noch die gleiche Höhe (400 μ) doch hat er seine elliptische Gestalt eingebüsst und gleicht wieder dem des Embryos von 168 h. Wiederum sind in der oberen Hälfte die Wände verklebt, gleichzeitig beginnt hier auch die Obliteration. Während nämlich der Rückenmarksquerschnitt stark an Höhe zugenommen hat, sind die Proportionen des Zentralkanales dieselben geblieben. Auch die Dorsomedianzone nimmt infolgedessen rasch an Höhe zu, und der Zentralkanal verrückt sich scheinbar ventralwärts. Dieser Reduktionsprozess ist schon einigemale am Vogelrückenmark studiert worden (29. II. p. 344 f., 42. p. 330 f.). Doch sind diese Angaben ungenügend und zum Teil auch irrig (so glauben Foster und

Balfour, die Reduktion beruhe in einer Verlötung der dorsalen Wandteile des Zentralkanales), sodass ich weiter unten noch kurz auf diese Vorgänge eintrete.

Vorher ist es aber noch nötig, die Embryonalentwicklung der **Medianzonen** weiter zu verfolgen. Die Ventromedianzone verharrt konservativ auf ihrem früheren Stadium. Ausser einer unbedeutenden Streckung der Pilosazeilen, hat sie sich nicht verändert. Anders aber die Dorsomedianzone. Diese hat mächtig zugenommen, sodass sie sich im Querschnitt wie ein gewaltiger, kelchartiger Pfropf zwischen die Dorsolateralzonen einschiebt. Ihre Höhe hat um das 5fache zugenommen, auch die Breite weist eine Zunahme um $^1/_4$ auf. Die Stützsubstanz der Dorsomedianzone ist immer noch pilös, doch sind ihre Elemente in den seitlichen Gebieten nicht mehr geradlinig gestreckt wie auf dem vorangehenden Stadium, sondern S-förmig gebogen. Der zentrale Ausläufer ist kurz und gebogen, seine Konkavität ist der Medianebene des Rückenmarkes zugekehrt. Viel grösser und auch stärker gekrümmt ist der peripherische Ausläufer, dessen Konvexität der Medianebene zugekehrt ist. Alle Stützzellen der Dorsomedianzone haben diese Anordnung, wodurch sie sich in schön geschwungenem Verlaufe nach den Seiten hin ausbreiten. Diese auffallende Krümmung der Pilosazellen steht offenbar in Zusammenhang mit der Zunahme der Dorsalstränge, die sich mehr und mehr zentralwärts einzurollen beginnen. Ausserdem spielt aber die auffallende Wachstumsenergie dieser Elemente eine nicht unbedeutende Rolle, hat sich doch in den vergangenen 22 Stunden ihre Länge reichlich verdoppelt. Ein so intensives Wachstum findet nirgendwo mehr im Rückenmark statt. Mit ihm muss auch, wie mir scheint, der Reduktionsprozess des Zentralkanales in Verbindung gebracht werden. Es lässt sich zwanglos annehmen, dass das Zusammenneigen der Wände des Ventrikels in der oberen Rückenmarkshälfte eine Folge rapider Längstreckung der Pilosazellen der Lateralzonen ist. Derselbe Prozess der Streckung bei den sagittal gestellten medianen Stützzellen, muss notgedrungen zu einer allmählichen Obliteration im oberen Teile des Zentralkanales führen, deren genauer Verlauf noch verfolgt werden soll. Die ideale Gesalt des Ventrikels beim Embryo von 190 Stunden findet wohl in einer temporären Retardierung im Entwicklungsprozess des Pilosagerüstes ihre

Erklärung. — Ausser den Pilosazellen finden sich in der Dorsomedianzone zahlreiche Spongioblasten, von denen plötzlich eine beträchtliche Anzahl in Mitose tritt. In Fig. 13 finden sich 19 solcher Kernteilungen eingetragen, deren ultraventrikuläre Lagerung auffällt. Infolge dieser Zellwucherung beginnt sich die Dorsomedianzone allmählich über das Niveau der Dorsalstränge emporzuwölben. In den seitlichen Gebieten der Dorsomedianzone, ich möchte sie als „Schaltplatten" bezeichnen, finden sich zahlreiche Spongioblasten im Begriff, ihre Radiärstellung mit einer Tangentialstellung zu vertauschen. Manche dieser Spongioblasten treten auch in die Lateralzonen, wo sie uns noch später beschäftigen werden.

Die **Lateralzonen** haben, wie eingangs erwähnt, bedeutend zugenommen. Die Innenzone ist zwar ziemlich gleich geblieben, dafür hat aber besonders die Mantelzone stark an Querschnittsfläche gewonnen. Namentlich die Grundplatte beginnt mehr und mehr zu dominieren, obwohl just in den Flügelplatten die Zellvermehrung viel intensiver ist, als hier. Dass trotzdem die Volumenzunahme in der Grundplatte stärker ist erklärt sich durch das massenhafte Einwandern von Neuroblasten aus dem Flügelplattengebiet. Nach M. v. Lenhossék (54) hat, wenigstens im vorderen Teil des Rückenmarkes, mit dem 9. Tag die Einwanderung der Neuroblasten und ihre Dentritenbildung ihr definitives Ende erreicht. Im Lumbalmark mögen diese Prozesse noch einige Zeit andauern, doch zeigt Tabelle 3, Fig. 29, dass vom 9. Tag an die Zahl der ventrikulären Mitosen, deren Abkömmlinge die Neuroblasten sind, rapid zurückgeht. Diese Mitosen der Innenzone verteilen sich wie folgt:

a. Grundplatten 14 (19)
b. Flügelplatten 72 (88).

Neben den Neuroblastenkernen finden sich aber noch zahlreiche ovale Kerne, die in ihrem Bau mit den Spongioblastenkernen übereinstimmen. Sie sind in der Flügelplatte zahlreicher als in der Grundplatte, allgemein finden sie sich auch in der Nähe der Innenzone und der Dorsomedianzone häufiger als in den peripherischen Gebieten. Schon diese auffallende Verbreitung spricht dafür, dass es sich hier um Spongioblasten handelt, die, ähnlich wie auf früheren Stadien die Neuroblasten, in die Mantelzone einwandern. Ihr Hauptentstehungsherd ist die Dorsomedian-

zone, speziell die Schaltplatten, wo durch energische Proliferation immer neues Zellmaterial entsteht. Indem nun aus diesen Schaltplatten fortwährend Spongioblasten in die Mantelzone übertreten, verwischt sich die Grenze hier einigermaßen und die Flügelplatte füllt sich mehr und mehr mit Spongioblasten an. Etwas später folgt dieser Prozess in den Grundplatten. Dass es sich tatsächlich um eine Einwanderung handelt, beweist nicht nur die topographische Verbreitung dieser Elemente, sondern auch ihr spezieller Bau Der Kern ist oval, in den Schaltplatten quer zum Stützfasergerüst gestellt, also in der Richtung zur Wanderung und gegen die Lateralzonen hin orientiert. Zudem ist noch der Protoplasmaleib in einen kleinen vorderen und hinteren Conus ausgezogen. Diese Spindelgestalt der Spongioblasten kann aber darum nicht als Folge von Pressung gedeutet werden, weil das sie umgebende Gewebe viel zu lockeren Bau zeigt. Es wandern aber auch Spongioblasten aus der Innenzone nach der Mantelzone aus, sind doch solche gewöhnlich radiär gestellte Elemente stets auch in den zentralen Teilen der Lateralzonen zu finden. In der Mantelschicht der Lateralzonen scheinen sie vorerst nur zu wandern, histologische Differenzierungen konnte ich wenigstens weder mit der Färbe-, noch mit der Chromsilbertechnik nachweisen. Dann und wann treten sie auch in erneute Mitose (vergl. Fig. 13) was aus den von nun an regelmässig auftretenden ultraventrikulären Kernteilungsfiguren geschlossen werden kann.

Die Randzone hat sich gleichmässig ausgedehnt. Infolge einer etwas stärkeren Zunahme der Seitenstrangbahnen, treten die Ventral- und Dorsalkörner der grauen Substanz deutlicher hervor. Als Fortschritt in der histologischen Differenzierung ist das Auftreten einer grösseren Zahl von Kernen zu melden, die sich durch kleinere Gestalt von den Neuroblasten- und Spongioblastenkernen der Mantelzone unterscheiden. Je nachdem diese Kerne im Längs- oder Querschnitt getroffen wurden, sind sie entweder etwas grösser und oval, oder kleiner und kreisrund. Da auf diesem Stadium die Randzone noch eines eigenen Stützgerüstes entbehrt, so können diese Kerne nur gedeutet werden als die Kerne der mesodermalen Blutgefässscheiden und der Schwannschen Scheiden der Längsfasern. Ausserdem finden sich in der Randzone noch Neuroblasten, entweder in der Anlage der späteren Hoffmannschen Grosskerne, oder in den zwischen ihnen

und den Ventralkörnern gelegenen Gebieten der weissen Substanz. Da und dort lässt sich bei den Neuroblasten in den Vorderseitensträngen ein deutlicher Ansatzkegel und der Anfang eines nach der vorderen Faserkreuzung hinziehenden Achsenzylinders nachweisen, woraus zu entnehmen ist, dass diese Elemente Kommissurenzellen sind. Solch verlagerte Zellen hat übrigens schon M. v. Lenhossék (58a, p. 81) nachgewiesen. Nach den Chromsilberpräparaten besitzt die Stützsubstanz noch durchwegs pilösen Charakter. Ihre Kerne liegen im allgemeinen in der Innenzone; ganz vereinzelt sind auch schon Elemente anzutreffen, die ihren Zusammenhang mit der Membr. lim. centralis aufgegeben haben und deren Kern infolgedessen in die Mantelzone übertritt. In der Dorsomedianzone dagegen sind die Kerne ganz regellos verteilt, perizentral findet keine Anhäufung und Lokalisation statt. Hier ist die Pilosa stets unverzweigt, zuweilen erscheint der zentrale Ausläufer dünn ausgewalzt und von der Membr. lim. centralis abgedrängt. Bei den Stützzellen der Lateralzonen, besonders im Grundplattengebiet machen sich allmählich dichotome Gabelungen in der Nähe der Randzone bemerkbar.

Die Umgebung des Rückenmarkes zeigt keine Fortschritte gegenüber dem vorangehenden Stadium.

5. Hühnchen von 10 Tagen (236 h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 920 μ (800 μ)
Breite „ „ 1160 μ (1050 μ).

Bei einer Vergleichung mit dem vorangehenden Stadium springt vor allem die beginnende Einrollung der Strangbahnen auf. Infolgedessen scheinen Dorsal- wie Ventralstränge stark zentralwärts vorzudringen. Erstere schieben sich keilartig zwischen die Dorsomedian- und Dorsolateralzone ein. Durch verstärkte Zunahme der Seitenstrangbahnen verbunden mit gleichzeitiger, starker Anhäufung von Ganglienzellen in den Ventrolateralzonen treten besonders die Ventralhörner, dann aber auch die Lateral- und Dorsalhörner viel schärfer hervor als auf früheren Stadien (Fig. 14).

Der **Zentralkanal** besitzt wieder wie beim Embryo von 190 h länglich ovale Gestalt; die weitere Hälfte seines Lumens liegt im Ventralteile. Die Breite ist annähernd gleichgeblieben,

dagegen hat sich seine Höhe um 1/3 reduziert (260 μ gegen 400 auf dem vorangehenden Stadium).

Die **Medianzonen** zeigen die alten Differenzen. Die Ventromedianzone hat um 2/3 ihrer Höhe zugenommen. Dafür hat die Breite um ein geringes abgenommen. Ihre Elemente nehmen allmählich meridianartige Anordnung an, was M. v. Lenhossék (61, p. 214) als Folge von Pressung durch die sich einrollenden Ventralstränge erklärt. — Die Dorsomedianzone hat sich verschmälert. Sie zeigt etwa ambossähnlichen Querschnitt. Ihr oberer Teil wölbt sich stark über den Kontur des Querschnittes vor, in den Seitengebieten springen die kernarmen Dorsalstränge scharf in dieses kernreiche Gewebe vor. Die Stützzellen der Dorsomedianzone haben im Vergleich zu früher stark an Länge (1/3) zugenommen. Sie sind in der Medianebene des Rückenmarkes zu einem starken, sagittalen Bündel gehäuft. Ich möchte dieses Gebiet als Mittelplatte bezeichnen. Nach den Seiten hin strahlen die Pilosazellen fächerartig aus, ihr Gefüge wird gegen die Schaltplatten hin lockerer, sodass die Zahl der dem Stützgerüst eingelagerten Spongioblasten hier eine Steigerung erfährt. Zahlreiche dieser Spongioblasten sind in Mitose begriffen, teils ventriculär im Schaltplattengebiet dem Zentralkanal angelagert, teils ultraventrikulär und regellos über das Gebiet der Dorsomedianzone verteilt. Ihre Zahl beträgt:

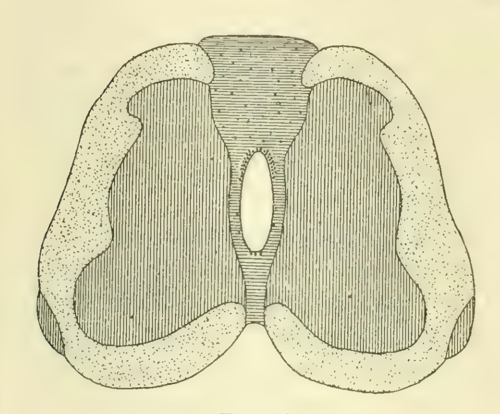


Fig. 14.
10 Tage (236 h) Bebrütung
Vergr. 50fach.

1. Ventrikuläre Mitosen 3 (0)
2. Ultraventrikuläre Mitosen 32 (19).

Der auf dem vorangehenden Stadium geschilderte Prozess der Auswanderung von Spongioblasten aus den Schaltplatten nach den Lateralzonen erreicht beim 10 tägigen Embryo den Höhe-

punkt. Geradezu schwarmweise sehen wir sie in die Mantelzone übertreten. Wohl als eine Folge dieser Entlastung nach den Seiten hin, sind die kleinen, rundlichen Lymphräume aufzufassen, die da und dort in den Schaltplatten, besonders in der Nähe des Zentralkanales auftreten. Beim 10tägigen Embryo sind diese Interzellularräume noch klein, in der Folge werden sie aber immer häufiger und weiten sich zu den Lymphräumen aus, die dem erwachsenen Lumbalwulstgewebe ein so auffallend retikuläres Gepräge verleihen.

Die **Lateralzonen** zeigen wenig Neues. Die Innenzone nimmt allmählich an Höhe ab, auch geht die Zahl der ventrikulären Mitosen rapid zurück. Sie beträgt:

a. Grundplatten 4 (8)
b. Flügelplatten 31 (72).

Die Mitosen häufen sich also nach oben hin immer noch, wenngleich ein starker Rückgang nicht zu verkennen ist. Daneben treten vereinzelte Mitosen auch ultraventrikulär in der Mantelzone auf. Hier nimmt die Zahl der Spongioblasten stark zu, immer zahlreicher wird die Schaar der zwischen den Ganglienzellenkernen eingelagerten kleinen Spongioblastenkerne. Der genaue Bau dieser Zellen ist einstweilen weder mit der Färbe- noch mit der Versilberungstechnik aufzuklären, ich halte aber dafür, dass es nach ihrer Einwanderung zu einer vorübergehenden Ruheperiode kommt, bevor sie in einen weiten Umbildungsprozess eintreten, worüber später ausführlich berichtet werden soll (vergl. p. 583).

In der **Randzone** macht sich auf dieser Stufe hauptsächlich die „Einrollung“ der Strangbahnen bemerkbar. Immer mehr gewinnen letztere zentralwärts an Boden und krümmen sich dabei successive nach innen. Lachi (48) und M. v. Lenhossék (61) haben diesen Vorgang genauer verfolgt, wobei ersterer besonders auch auf den etwas abweichenden Verlauf im Lumbalmark hingewiesen hat. Ich kann deshalb hier auf eine erneute Darstellung verzichten. Die mesodermalen Kerne (Kerne der Pialscheiden der Blutgefässe und der Schwannschen Scheiden, vergl. p. 561) sind zahlreicher geworden. Die Hoffmannschen Grosskerne erscheinen immer noch unter dem Bilde eines dichten Convoluts von Kernen, die teilweise von spärlichem Protoplasmaleib umgeben sind. Von einer schärferen histologischen Sonderung in

Stützsubstanz und Ganglienzellensubstanz ist ebensowenig zu sehen, als etwa von einer Auflockerung des Gewebes wie im Lumbalwulst gleichen Embryonalalters.

Die Stützsubstanz zeigt in den Chromsilberpräparaten im Lumbalmark den gleichen Bau wie das Brustmark des 8tägigen Hühnerembryos (vergl. M. v. Lenhossék 61, Fig. 27). Schon beim vorangehenden Stadium wurde vereinzelter Elemente Erwähnung getan, die ihres Verbandes mit der Membr. lim. centralis verlustig gegangen waren. Ihre Zahl hat hier bedeutend zugenommen. Ich glaube nun, dass diese Loslösung und die gleichzeitige Reduktion des Zentralkanales in causalem Zusammenhange stehen. Wie früher gesagt wurde, wachsen die derben Pilosazellen der Medianplatte rapid in die Länge und stossen so die dorsale Wölbung des Zentralkanales vor sich her. Dabei kommen natürlich ihre zentralen Ausläufer hart ins Gedränge, so dass manche von ihnen abgequetscht werden mögen, erscheinen sie doch faktisch oft sehr dünn und fadenförmig, wie ausgewalzt. Andere Pilosazellen, so namentlich die der Schaltplatten und der Dorsolateralzonen, werden einfach seitlich abgedrängt und verlieren auf diese Weise ihren Konnex mit dem Zentralkanal. Es wird also der Zentralkanal dadurch reduziert, dass die Pilosazellen der Dorsolateralzone allmählich nach den Seiten verdrängt und vereinzelte Stützzellen der Medianplatte ausgequetscht werden. Was noch als Ependym des erwachsenen Rückenmarkes übrig bleibt, sind somit die ventralen und dorsalen Partien, des embryonalen Ependyms; die Stützzellen der Lateralzonen aber werden fast vollständig in die Mantelzonen hinaus verdrängt. — Mit dem zehnten Tage der Bebrütung beginnen nun auch vereinzelte Pilosazellen vom Zentralkanal sich loszulösen und in die Mantelzone einzuwandern („Asteroblasten", v. Lenhossék 61). Zugleich vermehrt sich die Zahl der dichotomen Gabelungen im inneren Grenzgebiet der Randzone. Besonders häufig sind sie im Gebiet der Ventralstränge, wo die Stützzellen stets auch stark nach unten geknickt sind, was nach M. v. Lenhossék mit dem Einrollungsprozess der Ventralstränge in Zusammenhang stehen soll.

Wesentliche histologische Fortschritte weist das Mesoderm in der Umgebung des Rückenmarks auf. Die Meninges zwar schliessen immer noch als straffe Scheide das Rückenmark ein,

doch beginnt sich bereits schon eine Verdichtung von Kernen unter den Hoffmannschen Grosskernen bemerkbar zu machen, als Anlage des Ligamentum denticulatum. Das Becken besitzt eine vollständig verknorpelte, basale Platte, die in ihrem medianen Teile die Chorda umhüllt. Neben den Dorsolateralsträngen des Rückenmarkes liegen, noch in embryonalem Bindegewebe eingebettet, die Anfänge der dorsolateralen Wirbelspangen. Ihre Bildung beginnt aber nicht in der Medianebene, sondern schreitet allmählich nach oben fort, denn die ganze Decke des Wirbelkanales soweit sie über dem Lumbalwulst gelegen ist, verharrt noch auf der Stufe indifferenten Bindegewebes. Diese Tatsache gewinnt an Bedeutung, wenn wir sie in Zusammenhang mit den entwicklungsmechanischen Vorgängen bei der Bildung des Lumbalwulstes betrachten, worauf ich am Schlusse dieses Kapitels im Zusammenhang eintreten möchte.

6. Hühnchen von $10^3/_4$ Tagen (258 h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 970 μ (920 μ)
Breite „ „ 1200 μ (1120 μ).

Das topographische Bild hat sich im Verlauf des letzten Tages wenig verändert (vergl. die Fig. 14 und 15).

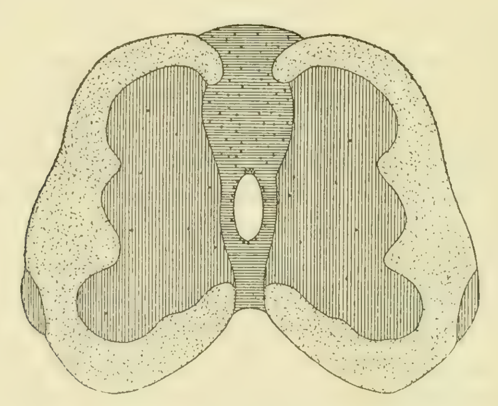


Fig. 15.
$10^3/_4$ Tage (258 h) Bebrütung.
Vergr. 50 fach.

Der elliptische **Zentralkanal** ist stark in Reduktion begriffen. (180 μ hoch und 80 μ breit)

In Zusammenhang damit gewinnen auch die **Medianzonen** rasch an Höhe. In der Ventromedianzone treten wieder da und dort Mitosen auf, die, obwohl die Kerne der Stützzellen hier in ansehnlicher Entfernung vom Zentralkanal liegen, stets der Membr. lim. centralis unmittelbar anliegen. Sie scheinen also nur dort in Teilung zu treten, wo ihnen der geringste Widerstand geleistet wird. **Die Dorsomedianzone** hat um 1/3 ihrer Höhe zugenommen. In Bezug auf histologische Differenzierung ist sie sich annähernd gleichgeblieben. Innerhalb der Medianplatte sind die Kerne, besonders in der zentralen Partie, stark gehäuft und sagittal gestellt, in den Schaltplatten dagegen zeigen die Kerne vorwiegend Tangentialstellung. Das Gefüge wird hier immer lockerer, die rundlichen Lymphräume werden zahlreicher, ihr Lumen übertrifft aber einstweilen die Grösse der Spongioblasten noch nicht. Diese zahlreich auftretenden Lymphräume, die Tangentialstellung der Spongioblastenkerne in den Schaltplatten und endlich die zahlreichen Mitosen, deuten mir auf eine andauernde, energische Neubildung und Auswanderung von Spongioblasten. Ich zählte in der Dorsomedianzone

1. Ventrikuläre Mitosen 7 (3) (vorwiegend i. d. Medianpl.)
2. Ultraventrikuläre „ 59 (32) (vorwiegend i. d. Schaltpl.)

Aus Tabelle 3 (Fig. 29) ist zu ersehen, dass damit die ultraventrikuläre Zellvermehrung ihren Culminationspunkt erreicht hat und dass gleichzeitig in der Dorsomedianzone auch ventrikuläre Mitosen auftreten, während sie bis zum 10. Tag diese Längszone vermieden haben.

Gerade umgekehrt ist das Verhältnis in den **Lateralzonen**.

Der schon beim vorangehenden Stadium gemeldete rapide Rückgang der ventrikulären Mitosen in der Innenzone dauert an. Auch gleichen sich die Differenzen zwischen Grund- und Flügelplatten allmählich aus. Ich zählte in den Lateralzonen:

	ventrikulär	ultraventrikulär
a) Grundplatten	2 (2)	9 (8)
b) Flügelplatten	8 (31)	8 (2).

In der Mantelzone treten neben den eben erwähnten ultraventrikulären Mitosen als Neuerwerb eine grössere Zahl radiärgestellter Kerne auf. An Chromsilberpräparaten lässt sich feststellen, dass sie dislocierten Pilosazellen angehören, die ihres Connexes mit der Membr. lim. centralis und des zentralen

Fortsatzes verlustig gegangen sind. M. v. Lenhossék (61) hat diese Elemente als Asteroblasten bezeichnet, weil er in ihnen die Vorläufer der Deiters'schen Spinnenzellen (Asterocyten) glaubt sehen zu müssen Durch ihr Auswandern in die Mantelzone entstehen in der Innenzone Lücken, ähnlich den Lymphräumen der Dorsomedianzone, auch nimmt die Zahl der zentralen Kerne successive ab. Allmählich werden dann die Lücken durch das Zusammenrücken der Ependymzellen wieder geschlossen, sodass der Zentralkanal stets von einem continuierlichen Kranz von Kernen umgeben ist.

In der Randzone sind die topographischen und histologischen Verhältnisse sich gleichgeblieben, durch das zentrale Vordringen der Dorsalstränge wird eine mit der Zeit immer tiefer greifende

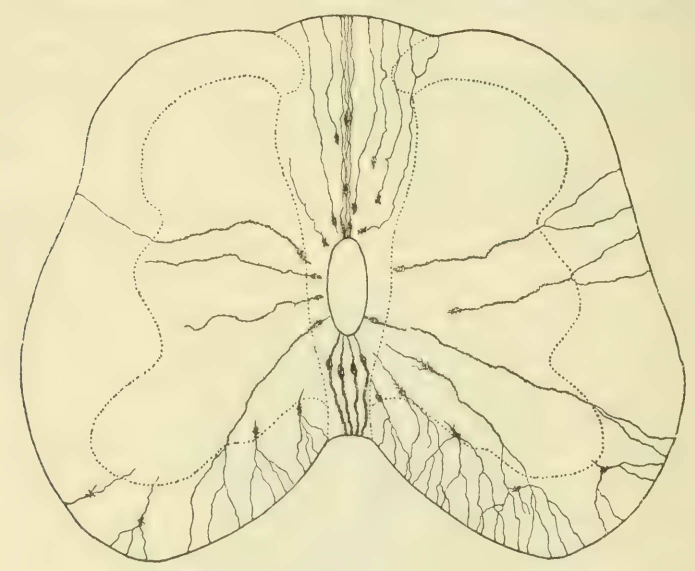


Fig. 16.
11 3/4 Tage (280 h) Bebrütung.
Verg. 75 fach.

Trennung der Dorsomedian- und Dorsolateralzonen eingeleitet. Auch die Hoffmann'schen Grosskerne verharren immer noch auf dem gleichen indifferenten Zustand wie bei den vorangehenden Stadien.

Die Meninges haben sich einstweilen noch nicht differenziert, auch die Verknorpelung des Daches des Wirbelkanales

steht noch aus: Straffes Bindegewebe mit stark lateral gedehnten Elementen schliesst hier das Rückenmark gegen das Integument ab.

Ergänzen wir das Bild dieses Stadiums noch durch Chromsilberpräparate (Fig. 16). Das Lumbalmark des 11tägigen Hühnerembryos zeigt ungefähr den gleichen Entwicklungsgrad, wie das Brustmark eines zwei Tage jüngern Hühnchens. Vergl. hierüber meine Fig. 16 mit Fig. 28 bei M. v. Lenhossék (61, p. 226).

In den Medianzonen ist das Stützgerüst stets unverzweigt pilös. Bei den Elementen der Ventromedianzone machen sich starke Varicositäten an den derben Ausläufern bemerkbar, in der Dorsomedianzone fällt das stark gehäufte Bündel der Medianplatte auf. Namentlich in den Schaltplatten finden sich dann Elemente, die ihren Zusammenhang mit der Membr. lim. centralis aufgegeben haben. Alle Pilosazellen sind aber unverzweigt.

Anders in den Lateralzonen. Hier macht sich ein auffallender nach dem Sulc. long. ventralis zunehmender Fortschritt in der Zellularentwicklung geltend. In den Flügelplatten sind vorwiegend typische Pilosazellen, oft mit dichotomer Gabelung des peripherischen Ausläufers nahe der Randzone, daneben dislozierte Elemente (Asteroblasten, v. Lenhossék) deren Zahl nach den Grundplatten hin stark zunimmt. Auch die Entfernung des Zellkernes vom Zentralkanal wird immer grösser, der zentrale Ausläufer beginnt zu degenerieren und dadurch, dass die Zahl der peripherischen Ausläufer sich vermehrt, gehen diese dislozierten Pilosazellen ganz allmählich in die sog. Peridymzellen über. Bei diesen, der weissen Substanz angelagerten Elementen, ist der zentrale Ausläufer vollständig resorbiert, der Zelleib und mit ihm der Kern stellt sich tangential zur Oberfläche des Rückenmarkes. Solche Peridymzellen in den verschiedensten Stufen der Umwandlung sind besonders im Gebiet der Ventralstränge häufig, während ihre Bildung im Lateral- und Dorsalgebiet erst später von statten geht. Diese starken Abweichungen im Entwicklungszustand der Stützsubstanz in den verschiedenen Partien der Lateralzonen macht sich noch längere Zeit geltend. Continuierliche Übergänge von der typischen Pilosazelle zur eigentlichen Peridymzelle sind also auf dieser Stufe des Embryonallebens recht häufig. Ich

betone diesen Nachweis hier darum so ausdrücklich, weil mir anderseits nirgends gelungen ist, Übergangsformen zu finden, die von den Pilosazellen zu den Deiters'schen Spinnenzellen hinüber leiten.

7. Hühnchen von 12 Tagen (287 h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 1100 μ (970 μ)
Breite „ „ 1400 μ (1200 μ).

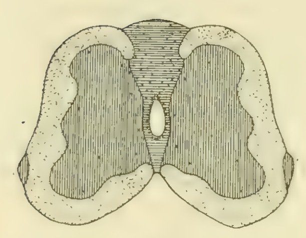


Fig. 17.
12 Tage (287 h) Bebrütung.
Vergr. 25 fach.

Die topographische Gliederung hat keine Veränderungen erfahren (vergl. Fig. 15 und 17)

Die Reduktion des **Zentralkanals** ist ins Stocken geraten, auch die Einrollung der Strangbahnen ist kaum weiter gediehen.

Der Bau der **Medianzonen** ist ebenfalls gleich geblieben, dagegen ist die Zahl der Mitosen in stetigem Rückgang begriffen. Ich zählte (vergl. Fig. 17):

	ventrikuläre	ultraventrikuläre Mitosen
a) Ventromedianzone	5 (4)	0 (0)
b) Dorsomedianzone	8 (7)	47 (59).

In den **Lateralzonen** ist dagegen eine kleine Zunahme der ultraventrikulären Mitosen zu verzeichnen. Hier verteilen sich die Mitosen folgendermaßen:

	ventrikulär	ultraventrikulär
a) Grundplatten	5 (2)	9 (8)
b) Flügelplatten	6 (8)	14 (8)

Mit dem 12. Tage der Bebrütung beginnt nun auch das Gewebe der Hoffmannschen Grosskerne, in ähnlicher Weise wie früher das Lumbalwulstgewebe, sich aufzulockern. Dagegen finden sich hier nie, wie dort, Mitosen. Die Grosskerne bauen sich also einzig aus dem Material auf, das ihnen bei der am 8. Tage erfolgten Abspaltung von der Mantelzone mitgegeben worden ist. Es kann angenommen werden, dass aus diesem Material nur Ganglienzellen werden, und dass für die Stützsubstanz wohl eine spätere Einwanderung von Spongioblasten stattfinden muss, denn die Zahl der Kerne (Ganglienzellenkerne

und Neurogliazellenkerne) ist in den Grosskernen des erwachsenen Markes bedeutend grösser als beim Embryo, doch lässt sich ein solcher Prozess in dem kompakten Zellhaufen sehr schwer verfolgen. Die relativ kleine Zahl durchaus gleichartiger, undifferenzierter Zellen in den Grosskernen beim Embryo, verbietet auch die Annahme, als seien Stützzellen und Ganglienzellen der Grosskerne spätere Differenzierungsprodukte ursprünglich gleichartiger Elemente. Ich verzichte, näher auf das Pro und Contra dieser Annahmen einzutreten, da von berufener Seite (A. v. Kölliker) eine grössere Arbeit über die Hoffmann'schen Grosskerne zu erwarten ist.

Gleichzeitig mit der Differenzierung dieser Gebilde beginnt nun auch eine Sonderung der Meninges. Durch starke Auflockerung wird die Mittellamelle der mesodermalen Rückenmarksscheide zur Arachnoïdea. Dieser Prozess kann aber erst beginnen, wenn gleichzeitig eine intensivere Ausweitung des Beckenkanales sich geltend macht. In Zusammenhang hiermit steht denn auch der histologische Zustand der Decke des Beckenkanales; seine vollständige Verknorpelung steht immer noch aus.

8. Hühnchen von 13 Tagen (312h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 1230 μ (1080 μ)
Breite „ „ 1800 μ (1300 μ).

Über die topographischen Veränderungen lässt sich folgendes sagen (vergl. Fig. 18): Der Sulc. long ventralis vertieft sich immer mehr; die Dorsomedianzone beginnt, sich als Lumbalwulst stark zwischen den zentralwärts vordringenden Dorsalsträngen emporzuwölben, die Gegenden der grauen Hörner treten immer schärfer als Leisten an der Aussenseite des Rückenmarkes hervor. Es muss aber ausdrücklich betont werden, dass bis zum 13. Tag sich das Lumbalmark topographisch nur sehr wenig von dem Marke anderer Regionen unterscheidet.

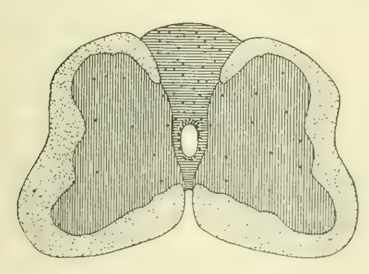


Fig. 18.
13 Tage (312h) Bebrütung.
Vergr. 25 fach.

Der Rückbildungsprozess des **Zentralkanales** bleibt immer noch stationär.

Die **Medianzonen** sind dagegen in lebhafter Weiterbildung begriffen. In der Ventromedianzone strecken sich nicht nur die Elemente, sie erfahren auch eine kleine Vermehrung; so zählte ich auf 10 Schnitten zusammen 8 Mitosen. Die Dorsomedianzone tritt, wie schon gesagt, als keilförmiger Gewebekomplex scharf hervor. Durch die einwachsenden Dorsalstränge wird sie immer mehr von den Lateralzonen abgegrenzt und abgetrennt. Ihre histologischen Verhältnisse sind, soweit Färbepräparate Aufschluss geben, immer noch dieselben, wie beim Hühnchen von 12 Tagen Bebrütung. In der Medianplatte bilden die sagittal gestellten Pilosazellen ein äusserst straffes Bündel, wenigstens sind ihre Kerne (meist in der Nähe des Zentralkanales gelegen) stark elliptisch bis spindelförmig. In den Schaltplatten sind die Kerne rundlich, etwa so gross wie die Nucleoli der motorischen Ganglienzellen. Zwischen diesen Kernen sind rundliche Lymphräume, die gegen die Medianplatte hin grösser und zahlreicher werden. Sie sind getrennt durch breite Protoplasmabrücken, welche anastomosierend unter sich verbunden sind. Die Wachstumsenergie der Stützsubstanz ist sich ungefähr gleichgeblieben. Ich zählte nämlich:

a) Ventrikuläre Mitosen 14 (9) (vorwiegend i. d. Medianplatte)
b) Ultraventrikuläre „ 41 (47) (vorwiegend i. d. Schaltplatten).

Die Lokalisation der ventrikulären Mitosen in die Medianplatte steht in Zusammenhang mit der starken Häufung ihrer Kerne in der Nähe des Ventrikels, umgekehrt entbehren die Schaltplatten der Kernanreicherung im zentralsten Gebiete, daher sind ihre Mitosen ultraventrikulär zerstreut.

In den **Lateralzonen** macht sich vor allem ein Rückgang der Innenzone bemerkbar. Immer grösser ist die Zahl der Pilosazellen, welche von der Membr. lim. centralis nach aussen abrücken. Dadurch nimmt die Mächtigkeit der Innenzone ab, denn sie weist nur noch 2—3 Etagen Kerne auf, gegen 6—8 auf den vorangehenden Stadien. Auch die Zahl der Mitosen hat um mehr als die Hälfte abgenommen. Statt 11 wie beim Embryo von 258 Stunden zählte ich nun nur noch deren fünf. In der Mantelzone treten die grauen Hörner, namentlich die Ventralhörner, immer schärfer hervor. Auch die Zahl der kleinen Kerne, welche zwischen den Ganglienzellen eingestreut sind, vermehrt sich. Sie gehören teils den von den Schaltplatten her eingewanderten

Spongioblasten an, teils aber den dislozierten Pilosazellen, die sich zur Umbildung in Peridymzellen anschicken. Die Neubildung von Gewebeelementen hat hier im Dorsolateralgebiet eine kleine Steigerung erfahren, ich zählte im ganzen an ultraventrikulären Mitosen der Mantelschicht:

a) Grundplatten 9 (9)
b) Flügelplatten 12 (14).

Die **Randzone** enthält vom 13. Tag der Bebrütung an ausser den bereits erwähnten Kernen mesodermaler Herkunft auch eine beträchtliche Zahl anderer, grösserer Kerne, die ich, auf Grund der Befunde an Golgi-Präparaten als Kerne von Peridymzellen deute. Sie finden sich in der Nähe der grauen Substanz häufiger als in den marginalen Partien. — Die Hoffmann'schen Grosskerne springen halbmondförmig über den Contour der Seitenstränge vor. Stützzellen und Ganglienzellen sind wohl differenziert, letztere sind mit einem deutlichen Protoplasmaleib umgeben. Wenige kleine und rundliche Lymphräume bereiten die Auflockerung dieser Zellkomplexe vor.

Die Arachnoïdea lockert sich immer mehr auf, während sich unterhalb der Hoffmann'schen Grosskerne aus den Meninges das Ligamentum denticulatum durch Verdichtung herausbildet. Der Wirbelkanal ist vollständig verknorpelt, seine Decke zeigt jedoch ein viel lockereres und primitiveres Knorpelgewebe als die Lateral- und Basalpartien.

In der Entwicklung der **Stützsubstanz** lässt sich an Hand der Chromsilberpräparate ein wesentlicher Fortschritt konstatieren. Zwar herrschen die langgestreckten Pilosazellen in der Dorsomedianzone immer noch vor. Ausser diesen Elementen konnte ich aber mit einiger Mühe bei Embryonen von 310 Stunden noch dislozierte Zellen auffinden, wie solche in Fig. 19 eingetragen sind. Die typischen Pilosazellen, namentlich in der Medianplatte häufig, sind in diesem Präparate nur spärlich zur Darstellung gekommen. dafür umso mehr jene Elemente. die ihrer Verbindung mit einer der beiden membranä limitantes, gewöhnlich der Membr lim. centralis verlustig gegangen sind. Der losgelöste Ausläufer zeigt dann nicht mehr den straff geradlinigen Verlauf wie er bisher für die Pilosazellen charakteristisch war, sondern er beginnt unregelmässige Schlängelungen, von auffallend winklig knorrigem Charakter anzunehmen. Vereinzelte dieser Elemente haben bereits

schon ihren sagittalen Verlauf aufgegeben und streben danach, eine horizontale Lage einzunehmen. Dies sind besonders jene Zellen, deren Ausläufer medianwärts von den Dorsalsträngen emporsteigen. Neben solchen Zellen, die den Kontakt mit beiden Membr. lim. aufgegeben zu haben scheinen, finden sich noch andere, die in Zusammenhang mit der Membr. lim. centralis sind. Diese reichen jedoch höchstens bis ans untere Niveau der Dorsalstränge empor, wo sie sich zuweilen in zwei, horizontal verlaufende Äste gabeln. Als weitere Stützzellen treten hier zum ersten Male typische Asterocyten (Deiters'sche Spinnenzellen) auf, die sich durch ihre Armut an Ausläufern (2 bis höchstens 6) und deren horizontalem Verlauf ganz wesentlich unterscheiden von Asterocyten der grauen Substanz. Ich habe diese Elemente im vorigen Kapitel als „Ischiocyten" bezeichnet. Ihre Darstellung gelang mir jeweils nur im untern Drittel der Dorsomedianzone, sodass es einstweilen noch fraglich ist, ob sie im obern Teile auch vorhanden sind. Die oben geschilderte Tendenz mancher losgelöster Pilosazellen, horizontale Lage anzunehmen, lässt es nicht ausgeschlossen erscheinen, dass ein kleiner Teil der Asterocyten des Lumbalwulstes durch Umwandlung aus losgelösten Pilosazellen hervorgegangen sind. Andere dieser Asterocyten aber, wohl die Mehrzahl, entstehen hingegen auf direktem Wege aus den Spongioblasten. Zwischen den eben geschilderten Elementen

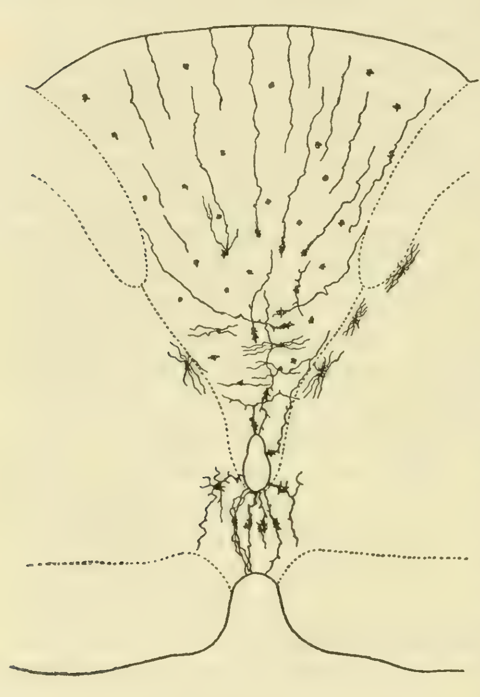


Fig. 19.
13 Tage (312 h) Bebrütung.
Vergr. 25 fach.

liegen nämlich rundliche bis zackige Gebilde ohne Ausläufer, die man bei oberflächlicher Betrachtung als Chromsilberniederschläge deuten könnte. Eine Reihe von Gründen schliessen aber diese Deutung aus: 1. Besitzen diese Gebilde durchwegs annähernd gleiche Grösse, was bei Chromsilberniederschlägen wohl nie der Fall ist; 2. mag ihre Grösse etwa der des Zelleibes der oben geschilderten Ischiocyten entsprechen; Niederschläge dagegen sind meist beträchtlich grössere, klumpige Bildungen; 3. sind sie auffallend gleichmässig im Lumbalwulstgewebe zerstreut, während sie im übrigen Rückenmark sehr spärlich zu finden sind. Ich kann in diesen zackigen Gebilden nichts anderes als die auf allen bisherigen Stadien so zahlreich vorhandenen Spongioblasten erblicken, denn nicht nur ihre bezeichnende Lagerung, zerstreut zwischen dem pilösen Gerüst des Lumbalwulstes, sondern auch ihre konstante, mit der der Spongioblasten übereinstimmende Grösse, sind nur wesentliche Gründe zu dieser Annahme. Zudem finden sich auch schon vereinzelte Elemente mit in Auswachsung begriffenen Fortsätzen. Aber auch Gründe rein theoretischer Natur sprechen hier mit. Wie liesse sich sonst das Vorhandensein der ungeheuren Mengen von Ischiocyten im erwachsenen Vogelmark erklären, wenn wir auf die Annahme ihrer Entstehung aus umgewandelten Pilosazellen allein angewiesen wären. Schon M. v. Lenhossék (61) ist bei Besprechung der Entstehung der Asterocyten der grauen Rückenmarkssubstanz „teils durch direkte Beobachtung, teils durch verschiedene Erwägungen zur Überzeugung gekommen, dass man wenigstens beim Menschen diese Entstehungsweise [1]) nicht für alle Asterocyten in Anspruch nehmen darf“. (l. c., p. 233). Er stützt sich hierbei auf die Tatsache, dass nicht genug Kontinuität vorhanden ist zwischen dem Pilosa- und dem Asterocytenstadium; gerade solche Stadien fehlen, die zwingend als Übergangsformen zwischen diesen beiden Zellcategorien ansusehen wären. Er ist deshalb (61, p. 233) zu der Annahme gekommen, dass die Mehrzahl der Asterocyten direkt aus Keimzellen entstehen. Eine genaue tatsächliche Begründung der Hypothese vom abgekürzten Entwicklungsmodus, den er als „Caenogenese“ bezeichnet, hat aber M. v. Lenhossék nicht gegeben. — Es scheint mir nun, dass der gleiche Prozess auch

[1]) Nämlich durch Umbildung von Pilosazellen.

bei den Ischiocyten stattfindet, denn auch hier tritt, wie bei den Asterocyten, der betr. Zelltypus ganz plötzlich auf, ohne dass sich ihre Entstehung durch Umbildung aus Pilosazellen nachweisen liesse. Als erste Stadien der Ischiocyten sehe ich jene oben geschilderten fortsatzlosen Elemente, die Spongioblasten, an. Sie sind in der Dorsomedianzone recht häufig, fehlen aber einstweilen in der Ventromedianzone noch vollständig. Dagegen sind asteröse Elemente in den Lateralzonen zu finden, in den Flügelplatten zahlreicher als in den Grundplatten. Durch die beträchtliche Zahl zarter, moosartiger Ausläufer unterscheiden sich diese Asterocyten auf den ersten Blick von den Ischiocyten. — Da mein Material von 13 tägigen Embryonen nicht befriedigend genug ausgefallen ist, verschiebe ich die Diskussion der Frage nach der Entstehungsweise der Asterocyten der grauen Substanz bis zum folgenden Stadium, wo ich an Hand genügenden Materiales den Faden der Besprechung wieder aufnehmen will. (p. 583 ff.).

9. Hühnchen von 14 Tagen (336 h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 1390 μ (1230 μ)
Breite „ „ 1860 μ (1860 μ).

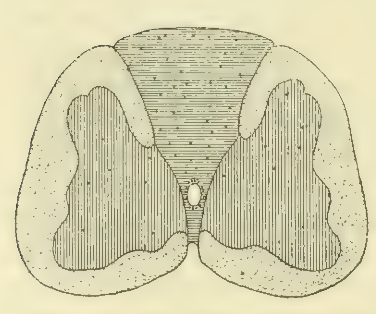


Fig. 20.
14 Tage (336 h) Bebrütung.
Vergr. 25 fach.

Eine Vergleichung der Figg. 18 und 20 lehrt, dass sich das topographische Querschnittsbild mit einem Schlage geändert hat. Der Zentralkanal hat sich sehr stark verengert, die Dorsolateralzonen erscheinen stark nach den Seiten und nach unten auseinandergezerrt und zwischen ihnen quillt als mächtiger Pfropf das Lumbalwulstgewebe, die Dorsomedianzone empor. Die grauen Hörner treten immer deutlicher hervor und auch die Einrollung der Strangbahnen ist weiter gediehen. Auf Grund von hier nicht geschilderten Präparaten jüngern Alters konnte ich die gleichen topographischen Verhältnisse schon beim Embryo von 321 Stunden feststellen. Dagegen herrschen sie noch nicht beim Hühnchen von 312 Stunden Bebrütungsdauer, wo das Rückenmark in seiner gesamten Länge ziemlich übereinstimmenden

Bau zeigt. Es ist somit festgestellt: 1. die Ausbildung des Lumbalwulstes beginnt zwischen der 310. und 320. Bebrütungsstunde; 2. die Entwicklung desselben geht rapid vor sich.

Aber auch der **Zentralkanal** schlägt für einige Zeit ein rascheres Tempo in seinem Entwicklungsgange ein. Höhe und Breite haben sich gegenüber dem vorangehenden Stadium auf $^2/_5$ reduziert, und diese sprungweise Rückbildung führt allmählich zur definitiven Gestaltung. Auch bei den Vögeln ist der Verschluss des Zentralkanales nur die allererste Phase eines Reduktionsprozesses, der erst in den spätern Embryonalzeiten, ja sogar oft erst nach dem Ausschlüpfen sein endgültiges Ende erreicht. Ein Gleiches hat R. Burckhardt (45) am Rückenmark der Tritonen gesehen.

Die Ventromedianzone zeigt keine wesentlichen Veränderungen gegen früher. Vereinzelte Mitosen deuten darauf hin, dass hier die Zellvermehrung noch nicht ganz zu Ende ist.

Bei der Dorsomedianzone fällt in erster Linie eine gewaltige Zunahme der Querschnittsfläche auf. Als mächtiger Keil schiebt sich dieser Gewebekomplex zwischen die weit klaffenden Dorsolateralzonen ein. Die Medianplatte nimmt ab, denn die Zahl der elliptischen Kerne in der Nähe des Zentralkanales ist viel spärlicher als früher. Dafür beginnt das Gebiet der Schaltplatten mehr und mehr an Boden zu gewinnen; immer grösser wird jener Gewebekomplex, der fast nur aufgebaut ist aus Spongioblasten, deren zarte Zelleiber Anastomosen nach den benachbarten Elementen senden. Das System der rundlichen Lymphräume wird immer reicher und verleiht so dem Lumbalwulstgewebe ein netz- oder schwammartiges Aussehen. Die Zahl der Kerne ist recht gross, zählte ich doch mit Hilfe des Planimeters 15—17 Kerne auf einer Querschnittsfläche von 75 μ^2. Auf dem vorangehenden Stadium in der gleichen Fläche deren 20 bis 22, sodass eine starke Auflockerung während der verflossenen 24 Stunden Platz gegriffen haben muss Daneben verdankt aber der Lumbalwulst auch einen guten Teil seiner plötzlichen Zunahme den vielen Mitosen, die immer noch dieses Gebiet beherrschen; da nun die Auswanderung der Spongioblasten nach den Lateralzonen hin mit dem 12.–13. Tag ihr Ende erreicht zu haben scheint, so kommt das gesamte neugebildete

Zellmaterial nunmehr dem werdenden Lumbalwulst zugute. Die Mitosen verteilen sich wie folgt:

1. ventrikulär 4 (14)
2. ultraventrikulär 40 (41).

Wenn wir nun bedenken, dass der Kernteilungsprozess nur kurze Zeitdauer beansprucht (bei Tritonen z. B. 2–3 Stunden), so ist die rasche und starke Entwicklung des Lumbalwulstes nicht mehr verwunderlich. Die Dorsomedianzone zeichnet sich ja überhaupt durch Mitosenreichtum aus, und diese Mitosen kommen von dem Momente alle dem Lumbalwulst zugute, wo das neugebildete Zellmaterial nicht mehr nach den Lateralzonen hin abgeschoben wird, sondern in loco verbleibt und sich zu Ischiocyten differenziert.

Die Lateralzonen haben, soweit das auf Grund von Färbepräparaten festzustellen ist, ihren definitiven topographischen und histologischen Ausbau erreicht.

Die Innenzone samt dem Zentralkanal reduzieren sich immer mehr. Nur noch zwei Schichten Ependymkerne umstellen das Lumen des Ventrikels, doch ist die Zellneubildung noch nicht völlig erloschen; hiefür sprechen die stets noch vorhandenen Mitosen (fünf im vorliegenden Fall).

In der Mantelzone finden sich von nun an zwischen den Ganglienzellen zerstreut kleine rundliche Kerne in grosser Zahl. Sie stimmen vollständig überein mit den Neurogliakernen des erwachsenen Markes. Es sind dies die Spongioblastenkerne, deren Einwanderung aus der Dorsomedian- und zum Teil auch aus der Innenzone ich auf den früheren Stadien eingehend geschildert habe. Manche dieser Kerne mögen auch noch in erneute Mitose treten, besonders im Gebiet der Flügelplatten. Ihre Verteilung ist folgende:

a. Grundplatten 8 (10)
b. Flügelplatten 10 (12).

Auch die Randzone zeichnet sich nunmehr, wie die Mantelzone durch einen bedeutenderen Kernreichtum aus, der wohl zurückzuführen ist auf das Einrücken von Peridymzellen. Kernteilungen sind hier relativ selten, weshalb auch nicht angenommen werden darf, dass Spongioblasten in grösserer Zahl hier einwandern. Dass welche in die Randzone übertreten, geht aus dem sporadischen Auftreten vereinzelter Mitosen hervor. Sie sind

übrigens auch schon bei Säugern genauer verfolgt worden durch G. Sclavunos (70).

Die Hoffmann'schen Grosskerne eilen ihrer definitiven Gestalt entgegen. Ebenso rasch greift die Auflockerung der Stützsubstanz um sich und es umgeben sich die Ganglienzellen bald mit einem ansehnlichen Protoplasmaleib.

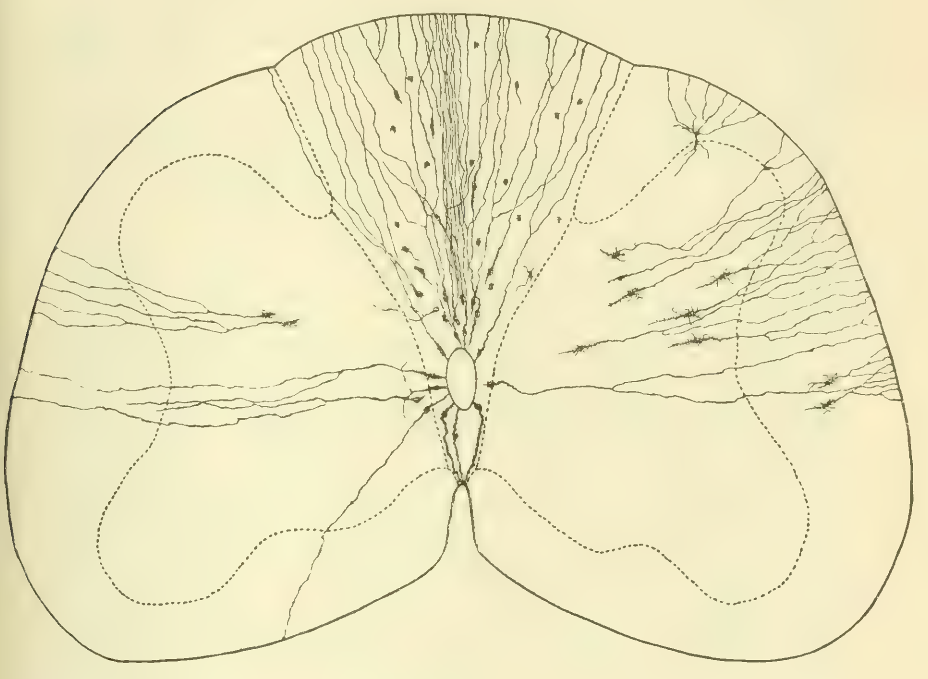


Fig. 21.
14 Tage (336 h) Bebrütung.
Vergr. 75fach.

Von den Meninges schreitet namentlich die Arachnoïdea in dem Auflockerungsprozess fort, weite Lymphspalten im Lateral- und Dorsalgebiet deuten darauf hin, dass hier das Dickenwachstum des Rückenmarkes mit dem Wachstum des knorpeligen Beckens nicht mehr Schritt hält. Infolgedessen beginnt der Beckenkanal sich seitlich und dorsal vom Rückenmark sehr stark auszuweiten. Mit dieser fortschreitenden Ausweitung des Beckens hängt zweifelsohne auch das plötzliche Emporwuchern der Dorso-

medianzone zusammen, denn in allen andern Regionen, wo der Wirbelsäulenkanal dem Rückenmark dicht anliegt, ist nichts von einer Gliawulstbildung zu finden.

Wie Fig. 21 zeigt, lieferten meine Chromsilberpräparate vom 14tägigen Embryo reichliche Ausbeute. Namentlich auf diesen Stadien zeigt es sich, dass die Pilosazellen und deren Abkömmlinge (das Ependym und das Peridym) auf die Chromsilbermethode anders reagieren, als die eigentlichen Asterocyten, (Deiters'sche Spinnenzellen), denn in den einen Fällen gelingt es nur die Pilosazellen und ihre Abkömmlinge (Ependym und Peridym) zu versilbern, in den andern Fällen dagegen sind hauptsächlich Asterocyten dargestellt. Die Dauer der Reaktionen kann dieses verschiedene Verhalten nicht bedingen, da diese Zeiten stets annähernd gleich lang waren, ich glaube eher, dass hier innere Ursachen (vielleicht auch der Grad der Frische eines Objektes) ausschlaggebend sind. Neben diesen Differenzen in der Reaktionsfähigkeit im allgemeinen, besteht aber noch ein anderer fundamentaler Unterschied zwischen den Abkömmlingen der Pilosa und der Spongioblasten, der die Art der Reaktion selbst betrifft. Stets färben sich nämlich Pilosa, Ependym und Peridym tiefschwarz und inkrustieren sich mit Chromsilber, während die eigentlichen Asterocyten auf den frühern Entwicklungsstadien sich kaffeebraun tingieren. Ein Chromsilberniederschlag auf den Zellen ist nicht vorhanden, infolgedessen ist ihr Bau viel durchsichtiger und leichter zu entziffern. — Wenn nun in meiner Figur hauptsächlich Zellen der ersten Kategorie dargestellt sind, so bedeuten diese Verhältnisse nicht etwa einen Regress in der Entwicklung, sondern dieser Zustand hat als Ursache ein rein äusserliches Verhalten der Stützsubstanz den chemischen Reagentien gegenüber. – Wie Figur 21 zeigt, sind von den zahlreichen fächerartig ausstrahlenden Pilosazellen der Dorsomedianzone manche bereits weit vom Zentralkanal abgerückt. In der Medianplatte fällt immer noch ein starkes sagittal gestelltes Pilosazellbündel mit sehr derbem peripherischem Ausläufer auf. Ihre Kerne häufen sich über dem Zentralkanal stark an. Gegen die Schaltplatten hin wird das Gefüge der Stützzellen lockerer, manche der Zellen erleiden auch eine einmalige dichotome Gabelung des peripherischen Ausläufers, wobei die Teiläste kandelaberartig emporsteigen. Zwischen diesen radiären Fasern lagern sich zahlreiche

zackige Gebilde, oft mit Andeutungen einiger (selten mehr als zwei Ausläufer, es sind dies zweifelsohne die Abkömmlinge der Spongioblasten, die beim vorangehenden Stadium beschriebenen embryonalen Ischiocyten. Ihre Darstellung ist auf den vorliegenden Präparaten weniger gut gelungen. Man könnte diese zackigen Elemente auch als fertig entwickelte, aber mangelhaft versilberte Ischiocyten deuten. Ich halte sie aber darum für unentwickelte, den Spongioblasten noch recht nahe stehende Entwicklungszustände der Ischiocyten, weil sie zeitlich stets viel früher auftreten als die eigentlichen Ischiocyten. Auch Befunde an den werdenden Asterocyten stützen, wie später (p. 582 f) noch gezeigt werden soll, diese Deutung. Besonders wichtig für die Frage nach der Entstehung der Ischiocyten ist der völlige Mangel von Übergangsformen, die eine Ableitung dieser Elemente von den Pilosazellen rechtfertigen liessen. Es ist vielmehr zweifellos, dass auch die Ischiocyten in der überwiegenden Mehrzahl auf caenoplastischem Wege, wie die Asterocyten der grauen Substanz, direkt aus Spongioblasten hervorgehen. — Auch in den übrigen Rückenmarkspartien hat sich die Stützsubstanz weitergebildet. Die Pilosazellen (Asteroblasten, v. Lenhossék) sind teilweise viel weiter in die Mantelzone hinein verlagert, als auf den vorangehenden Stadien. Ihre Gestalt ist schon so oft beschrieben worden, dass ich mir eine Wiederholung füglich versagen darf, dagegen kann ich nicht umhin, gegen die Deutung dieser Elemente hier Stellung zu nehmen. M. v. Lenhossék (51, p. 227 ff) ist nämlich der Ansicht, dass ein grosser Teil der Asterocyten (hauptsächlich in der weissen Substanz) durch Umwandlung aus dislocierten Pilosazellen hervorgegangen seien. Er bezeichnet darum diese verlagerten Pilosazellen als Asteroblasten. Für diese Entstehungsweise der Asterocyten geben mir aber meine Präparate lange nicht genügende Anhaltspunkte. Auch die zahlreichen Abbildungen von M. v. Lenhossék (61), A. v. Kölliker (63), Ramón y Cajal (50), Cl. Sala y Pons (60), G. Retzius (56, 57) sind keineswegs zwingend für die Annahme einer Entstehung der Asterocyten aus dislocierten Pilosazellen. Denn gerade die wichtigsten Zwischenglieder, wo durch allmählichen Verlust des peripherischen Ausläufers die Pilosazelle sich zum Asterocyten umwandelt, fehlen. M. v. Lenhossék hat diese Lücke selbst empfunden, sagt er doch: „Teils

durch direkte Beobachtungen, teils durch theoretische Erwägungen bin ich zur Überzeugung gekommen, dass man wenigstens beim Menschen diese Entstehungsweise nicht für alle Asterocyten in Anspruch nehmen darf. Dazu ist nicht genug Kontinuität zwischen dem ersten, dem radiären Stadium, und dem zweiten, dem Spinnenzellenzustand vorhanden; man müsste einen allmählichen Übergang, überall Erscheinungen einer allmählichen Reduktion des peripherischen Fortsatzes, eine zunehmende Umbildung zu Spinnenzellen nachweisen können. Dem ist aber nicht so". (l. c., p. 233). Er bespricht dann weiter das plötzliche Auftreten fertiger Spinnenzellen in den Lateralzonen des menschlichen Markes und schliesst hieran seine bereits erwähnte Lehre von der „caenogenetischen" („caenoplastischen", Schaper) Entstehungsweise der Neuroglia des menschlichen Markes. Es scheint mir nun sehr fraglich, ob (wenigstens beim Vogelrückenmarke) überhaupt Asterocyten aus Pilosazellen hervorgehen können. Ich glaube dies auf Grund meiner Präparate wenigstens für das Rückenmark der Vögel verneinen zu müssen. Hier scheinen vielmehr alle dislocierten Pilosazellen in Peridymzellen überzugehen. Zwischenformen sind hier in grosser Zahl vorhanden. Aber auch unter allen auf diese Verhältnisse durchgesehenen Figuren oben erwähnter Autoren ist nicht ein Fall zu finden, wo die Annahme des Übergangs einer Pilosazelle in einen Asterocyten zwingend ist. Überall sind die Stadien derart, dass man eher annehmen darf, die dislocierte Pilosazelle verwandle sich, durch Verlust des zentralen Ausläufers und Vermehrung der peripherischen Fortsätze in eine Peridymzelle. Es spricht aber noch ein weiterer positiver Grund mit bei der Deutung der Lenhossék'schen „Asteroblasten" als Vorläufer des Peridyms. Alle Asterocyten des Vogelrückenmarkes haben das vorhin erwähnte abweichende Reaktionsvermögen: sie färben sich kaffeebraun und umgeben sich nie mit einer Chromsilberkruste, während die Pilosazellen und ihre Abkömmlinge sich immer tiefschwarz färben. Aber abgesehen von alledem lässt sich an Hand von Präparaten von Embryonen (14. Tag und ff) die direkte Entstehung der Asterocyten unzweifelhaft feststellen. Beim 14tägigen Embryo, aber vereinzelt schon auf dem vorangehenden Stadium (13 Tage), trifft man in den Lateralzonen braun gefärbte, rundliche bis

ovale Kerne, die mit einem äusserst zarten, heller tingierten Protoplasmaleib umgeben sind (vergl. Taf. XXVII, Fig. 5). Von ihm strahlen einige wenige Fortsätze aus, die sich wiederholt ramifizieren, wodurch die ganze Zelle ein merkwürdig pelziges Aussehen erlangt. Durch die helle Färbung und die häufigen Verästelungen unterscheiden sich diese Gebilde, abgesehen schon von der viel geringeren Grösse, auf den ersten Blick von den Peridymzellen. Ihr Bau stimmt überein mit jenen Neurogliaelementen, die A. v. Kölliker (63, p. 143) als Kurzstrahler bezeichnet hat. Ihre Ausläufer sind natürlich, zufolge ihres unentwickelten Zustandes noch wesentlich kürzer. Die kleinsten unfertigen Elemente haben 15 – 20 μ lange Fortsätze. Allmählich aber wachsen sie zu einer Länge von 100 μ. (Zum Vergleich erwähne ich, dass die Ausläufer der Peridymzellen bis 150 μ, die Ependymzellen des Septum posterior sogar bis 1000 μ lang werden können). Diese Asterocyten gehen nun aber nicht aus dislocierten Pilosazellen hervor, sondern sie entstehen direkt aus Spongioblasten. Hiefür spricht einmal schon ihre diffus zerstreute Lage in der Mantelschicht der Lateralzonen. Ausserdem stimmen Gestalt und Grösse des Kernes mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Spongioblasten überein. Das wichtigste Argument aber für die Ableitung der Asterocyten aus den Spongioblasten sind zahlreiche Zwischenformen, die vermitteln zwischen der ganz fortsatzlosen Form und dem typischen Kurzstrahler (vergl. Taf. XXVII, Fig. 5). Erst sind die Fortsätze des Protoplasmaleibes noch wenig zahlreich, breit und spärlich verzweigt. Nach und nach strecken sie sich, und werden dünner und gleichzeitig nimmt auch die gabelige Teilung der Ausläufer successive zu. Es ist zu verwundern, dass bisher noch nirgends ausdrücklich auf diese primitivsten Formen der Asterocyten und ihre Beziehungen zu den Spongioblasten hingewiesen wurde, denn sie wurden schon von einigen Autoren gesehen. G. Retzius z. B. (56) bildet in Taf. XXVII, Fig. 3, (Halsmark eines 19 cm langen menschlichen Embryos) und Taf. XII, Figg. 1—4 (Halsmark eines 26 cm langen menschlichen Embryos) Neurogliazellen ab, die mit denen, wie ich sie auf Taf. XXVII Fig. 5 darzustellen versucht habe, auffallend übereinstimmen. Im Textteil seiner Arbeit bespricht Retzius diese Elemente jedoch nicht näher, sondern er äussert sich nur in ganz allgemeiner Weise über die Entstehung der Neuroglia-

zellen, wie folgt: „Die sich zuerst entwickelnden Stützzellen, die Ependymzellen, spielen indessen, bei den höheren Wirbeltieren, nur vorübergehend eine grössere Rolle; sie treten nachher zurück, oder bleiben auf rudimentärem Standpunkt stehen. Unterdessen haben sich, offenbar aus derselben Art von Keimzellen, die Neurogliazellen entwickelt, die zuerst die eigentümliche radiäre, den Ependymzellen ähnelnde Gestalt annehmen, bald aber sich in die verschiedenen Formen der eigentlichen Neurogliazellen um wandeln, die in den einzelnen Regionen der grauen und weissen Substanz einen differenten, obwohl mannigfaltig wechselnden Typus erhalten“ (l. c , p. 25). Retzius nimmt also an, dass aus Keimzellen, sagan wir II. Ordnung, die Neurogliazellen hervorgehen und nimmt als Zwischenform ein radiäres Stadium, wohl ähnlich dem Lenhossékschen Asteroblasten an. Gründe, die ihn zur Annahme eines solch radiären Zwischenstadiums führen, gibt er allerdings keine an, bezeichnet auch in seinen Figuren keine Neurogliazellen als solche Zwischenformen. Wenn nun die Natur in ihrem Streben nach Vereinfachung in der Entwicklung das Pilosastadium der Neurogliazellen ausfallen lässt, so ist mir nicht recht klar, warum die neugebildete Stützzellengeneration, um zum Asterocytenstadium zu gelangen, den Umweg über radiär gebaute Zwischenformen machen soll. Dies ist, vorausgesetzt die Anerkennung einer Caenoplasie, an sich schon unnötig und überflüssig, abgesehen davon, dass solche Zellformen nicht anzutreffen sind. Ich finde vielmehr, dass die Asterocyten (Spinnenzellen) wenigstens des Vogelrückenmarkes samt und sonders auf direktem Wege aus den Spongioblasten hervorgehen und dass keine radiären Zwischenformen vorhanden sind. Dieser Entstehungsmodus ist im Zentralnervensystem durchaus nicht so selten. Ich habe ihn früher (p. 575f) schon bei den Ischiocyten beschriehen. Lachi ist der Entdeckung desselben recht nahe gekommen (52, p. 282), scheiterte aber an der irrtümlichen Annahme, die Spongioblasten, deren Mitosen er in der grauen Substanz konstatierte, seien mesenchymaler Herkunft. Auf Grund theoretischer Überlegungen hat sich ja auch M. v. Lenhossék, wie wiederholt gesagt wurde, für diesen Entwicklungsmodus ausgesprochen. Für die Kleinhirnrinde des Menschen und der Säuger wurde die direkte Entstehung der Neurogliazellen nach-

gewiesen durch Vignal (43), Schaper (58) und Popoff (64) für die Asterocyten der weissen Substanz der Säuger endlich durch G. Sclavunos (70). Zu allen den erwähnten Gründen, die gegen die Annahme einer Umbildung dislocierter Pilosazellen in Asterocyten sprechen, kommen noch einige nicht unwesentliche Punkte, die die zeitliche Entwicklung betreffen. Vom 14. Tag der Bebrütung an nimmt nämlich die Zahl der dislocierten Pilosazellen in der grauen Substanz rapid ab, indem ihr Zelleib rasch gegen die weisse Substanz hinausrückt. Hierdurch wird die Zahl der Pilosazellen stark reduziert, an deren Stelle dann allmählich primitive Asterocyten treten. Ihre Entstehung aus Spongioblasten habe ich früher eingehend geschildert. Die Dislocation der Pilosazellen, ihre Umwandlung in Peridymzellen und endlich die Entstehung von Asterocyten aus Spongioblasten sind somit Prozesse, die zeitlich in bestimmter Weise ineinander greifen. Der erste Prozess beginnt im Lumbalmark am 10. Tag der Bebrütung und dauert etwa bis und mit dem 15. Tag. Der zweite Prozess hingegen, die Umformung der Spongioblasten zu Asterocyten, fängt im Lumbalmark erst mit dem 14. Incubationstag an, um bis in die ersten Zeiten nach dem Ausschlüpfen anzudauern. In Übereinstimmung damit finden wir denn auch noch bis in diese späte Zeit in den Lateralzonen Spongioblasten in Mitose begriffen (vergl. Tab. 3, Fig. 29). Doch büsst dieser Vorgang der Zellvermehrung bei der fortschreitenden Asterocytenbildung immer mehr an Intensität ein, aber gerade dieser Zusammenhang ist mit ein bedeutsames Argument für die Ableitung der Asterocyten aus Spongioblasten.

Hühnchen von 15 Tagen (362h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 1620 μ (1390 μ)
Breite „ „ 2100 μ (1860 μ).

Die Gestalt des Querschnittes (Fig. 22) weist keine wesentlichen Veränderungen gegen früher mehr auf. Der keilartige Lumbalwulst gewinnt successive an Höhe und Breite, die Ventrolateralzonen verbreiten sich immer mehr und die Dorsalstränge dringen rasch zentralwärts vor.

Der **Zentralkanal** ist in fortwährender Reduktion begriffen, dadurch gewinnen auch die Medianzonen an Höhe.

Die Ventromedianzone hat, in Zusammenhang mit der Reduktion des Zentralkanales, an Höhe etwas zugenommen. Ausser den Kernen der Pilosazellen, die in drei Schichten gelagert sind, findet sich noch eine kleinere Zahl Spongioblasten in Mitose begriffen (vier in zehn Schnitten), ein Beweis dafür, dass die Asterocyten, die später in der Ventromedianzone auftreten, teilweise an Ort und Stelle entstehen und nicht alle nachträglich einwandern.

Die Dorsomedianzone (= Lumbalwulst) hat sich gewaltig ausgedehnt. Sie maß auf dem vorangehenden Stadium 920 μ, nunmehr 1350 μ Höhe, was eine Zunahme um nahezu die Hälfte bedeutet. Mit dieser Höhenzunahme steht in Zusammenhang ein immer stärkeres Emporwölben des Lumbalwulstes über die Dorsalstränge. Die auf früheren Stadien beschriebene Auflockerung des Gewebes dauert fort. Die rundlichen Lymphspalten nehmen in Zusammenhang damit stark zu; ihre Durchmesser schwanken zwischen 20 und 30 μ. In den Schaltplatten sind sie etwas kleiner, nur 15—20 μ im Durchmesser zeigend. Mit dem Grösserwerden dieser Spalträume strecken sich die Protoplasmabänder, welche die Kerne unter sich verbinden, immer mehr zu zarten Brücken. Die erwähnte Auflockerung ergibt sich auch beim Zählen der Kerne in einem bestimmten Teil des Querschnittes. So fand ich hier im Mittel nur noch 12—15 Kerne pro 75 μ (gegen 15—17 beim vorangehenden Stadium). Über den speziellen histologischen Bau der Dorsomedianzone ist nicht viel erwähnenswert Neues zu sagen. Die Kerne zeigen die Tendenz, ihre elliptische Gestalt aufzugeben und Kugelgestalt anzunehmen. Die Zellvermehrung dauert hier noch energisch fort, während sie in den anderen Rückenmarkszonen rasch dem

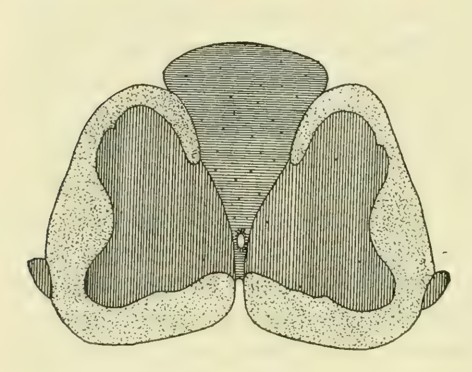


Fig. 22.
15 Tage (362h) Bebrütung.
Vergr. 25fach.

Auslöschen entgegen geht. So fand ich noch in zehn Schnitten:

1. ventrikuläre Mitosen 8 (6)
2. ultraventrikuläre Mitosen 28 (40).

Die **Lateralzonen** haben sich gleichmässig verdickt. Die Innenzone ist in starker Reduktion begriffen. Sie besteht jetzt nur noch aus einer einzigen Kernlage. Der ventrolaterale Anteil der Innenzone ist sehr stark aufgelockert, die Kerne rücken hier weit und unregelmässig nach aussen, während sie im dorsolateralen Anteil der Innenzone als kompakte Schicht dem Zentralkanal anliegen. Diese Verhältnisse (die sich auf späteren Stadien auch noch finden), scheinen mir dafür zu sprechen, dass beim Reduktionsprozess des Zentralkanales nicht nur das Ependym der Dorsolateralzone allein, sondern auch ein grosser Teil des ventrolateralen Ependyms auswandert. Die Mantelzone bietet auf Färbepräparaten keine neuen Verhältnisse. Die zahlreichen Asterocytenkerne verleihen ihr ein Gepräge, das dem des erwachsenen Gewebes nahe kommt. Vereinzelte Mitosen (4 ventrikuläre und 8 ultraventrikuläre) deuten darauf hin, dass die Neuroglia noch nicht fertig gebildet ist.

In der Randzone fällt vor allem das rasche zentrale Vordringen der Dorsalstränge auf. Hand in Hand damit schreitet auch ihr laterales Auseinanderweichen. Dieser Prozess ist aber nicht eine Druckwirkung des emporwuchernden Lumbalwulstes, denn in diesem Falle müssten sowohl Dorsalstränge als auch Lumbalwulstgewebe Spuren von Pressung zeigen. Dem ist nun aber nicht der Fall, sondern im Gegenteil ist der in Frage stehende Gewebekomplex sehr aufgelockert. — Es ist daher wohl kein Missgriff, wenn dieses Auseinanderweichen der Dorsalstränge auf eine Zugwirkung der sensiblen Wurzeln zurückgeführt wird. Hierüber später noch mehr (vergl. p. 601 ff.).

Die Umgebung des Rückenmarkes weist keine bemerkenswerten Fortschritte auf.

Über den histologischen Bau der Stützsubstanz gibt Fig. 23 Auskunft. Sie stellt einen Schnitt durch den vorderen Teil der Lendenanschwellung dar. Aus ihr lässt sich ersehen, dass die Entwicklung des Stützgewebes einen raschen Schritt vorwärts getan hat. Beachtenswert ist vorab, dass im Lumbalwulst sich keine, mit der Membr. lim. superficialis zusammen-

hängende Ependymzellen mehr nachweisen lassen. Sie scheinen alle losgerissen zu sein und weisen deshalb auch stark geschlängelte zentrale und peripherische Ausläufer auf, die mit zarten Varicositäten besetzt sind. Ihr Bau ist ähnlich dem der Pilosazellen, die G. Retzius (56, Taf. XI, Fig. 4) aus der Ventromedianzone eines embryonalen menschlichen Halsmarkes abgebildet hat. Meine Präparate lassen allerdings nicht feststellen, wie der Verlauf dieser Zellen in der dorsalen Hälfte des Lumbalwulstes ist, denn dessen Gewebe ist so zart und hinfällig, dass es nur unter ganz besonders günstigen Umständen gelingt, dasselbe zu versilbern. Dies gilt auch für alle späteren Stadien. Zwischen den, offenbar der Degeneration anheimfallenden Pilosazellen finden sich da und dort noch Ischiocyten von ausgeprägt horizontaler Lagerung. Sie sind im vorliegenden Präparat nur spärlich zur Darstellung gelangt. In den Lateralzonen konnte ich keine durchgehenden Pilosazellen mehr beobachten, wohl aber Elemente, von gleichem Bau wie das Ependym des erwachsenen Markes. Sie beginnen an der Membr. lim. centralis mit einer deutlichen Basalplatte, durchsetzen die Innenzone in radiärer Richtung, um nur wenig weit in die graue Substanz einzudringen. Hier verschwinden sie, nachdem sie sich meist noch in 2—3 feine Äste gegabelt haben. Sehr zahlreich sind beim Embryo vom 15. Tag die Peridymzellen, die jetzt ihre definitive Gestalt erreicht haben. Durch ihre intensive Schwärzung unterscheiden sie sich auf den ersten Blick von den zahlreichen, kleinen hellbraungefärbten, moosartig verzweigten Asterocyten der Lateralzonen. Ihre Zahl ist in rascher Zunahme begriffen, zahlreiche unvollkommene Stadien (siehe Fig. 23) zeigen an, dass die Neuroglia noch keineswegs fertig gebildet ist.

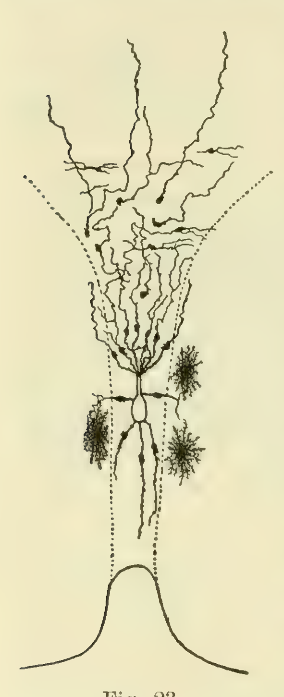


Fig. 23.
15 Tage (362 h) Bebrütung.
Vergr. 115fach.

11. Hühnchen von 16 Tagen (387h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 1890 μ (1620 μ)
Breite „ „ 2380 μ (2100 μ).

Bei der Vergleichung der Fig. 22 und 24 fällt vor allem die gewaltige Zunahme des Lumbalwulstes auf. Immer mehr breitet er sich dorsal- und dorsolateralwärts aus und beginnt die Dorsalstränge mehr und mehr zu überdecken. Die starke Breitenzunahme im oberen Gebiet wird ermöglicht durch ein immer schärfer hervortretendes Auseinanderweichen der oberen Rückenmarkshälften. Dadurch nähert sich der äussere Kontur des Querschnittes allmählich der Gestalt eines liegenden Rechteckes.

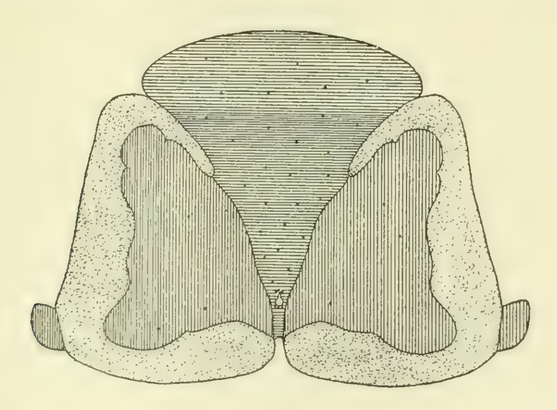


Fig. 24.
16 Tage (387 h) Bebrütung.
Vergr. 25fach.

Der **Zentralkanal** ist im Querschnitt birnförmig. Der dorsale Teil seines Lumens ist in eine feine Spalte ausgezogen, der ventrale Teil ist breit und flach gewölbt. Diese Gestalt deutet auf erneute energische Obliteration, haben wir doch auf allen früheren Stadien, wo dieser Reduktionsvorgang zeitweilig ein rascheres Tempo einschlug, ein analoges Zusammenneigen der Zentralkanalwände im oberen Teile seines Lumens gefunden.

Die Ventromedianzone ist sich topographisch und histologisch gleichgeblieben. Auch kommen immer noch spärlich Mitosen vor (3 in zehn Schnitten).

Die Dorsomedianzone hat sich weiter differenziert. Ausser den eingangs erwähnten topographischen Fortschritten

zeigt sie noch eine weitere histologische Differenzierung. Die Medianplatte hat sich nahezu ganz reduziert, von einem Septum dorsale, bestehend aus primitiven Pilosazellen ist nichts mehr zu bemerken. Dafür tritt in den Färbepräparaten eine schärfere Sonderung ein zwischen den dicht aneinandergefügten perizentralen Ependymzellen und dem maschigen locker gebauten Lumbalwulstgewebe. An Stelle des zurückgegangenen Pilosabündels machen sich nunmehr solide, horizontale Gewebebalken bemerkbar, die wohl ausnahmslos die Blutgefässe begleiten. Die früher zuerst in den Schaltplatten konstatierte Auflockerung des Gewebes hat nun die gesamte Dorsomedianzone ergriffen und ist soweit gediehen, dass in einer Querschnittsfläche von 75 μ^2 sich nur noch 12—14 Kerne finden. Diese Kernarmut wird bedingt durch die Zahl- und Grössenzunahme der Lymphräume. Der äusserst zarte Zelleib der Ischiocyten sendet wenige (2—4) bänderartige Protoplasmafortsätze aus, die mit denen der benachbarten Zellen vollständig verlöten. Dadurch erhält das Gewebe durchaus den Anschein eines kontinuierlichen Netzwerkes. Von blossem Kontakt, wie er bei den Silberbildern sich zeigt, ist auch keine Spur zu entdecken. Die derben Balken der Ischiocyten senden nur dann und wann feinere Seitenäste ab, die sich ein- bis zweimal fein dichotom gabeln und oft auch wieder unter sich verschmelzen. Diesen Habitus behält das Gewebe nun bei bis in die Zeit nach dem Ausschlüpfen des Embryos, ich darf deshalb hier schon auf Taf XXVII, Fig. 6 verweisen, die den zentralsten Teil des Lumbalwulstgewebes eines 19tägigen Hühnerembryos darstellt. Die Zellvermehrung dauert im Lumbalwulst immer noch mit fast unverminderter Energie fort, zählte ich doch in 10 Schnitten noch 26 ultraventrikuläre Mitosen (gegen 28 auf dem vorangehenden Stadium), die Zahl der ventrikulären Mitosen ist dagegen stark zurückgegangen, nämlich von acht auf zwei.

Die **Lateralzonen** haben ihre definitive Gestaltung erlangt. Eine einzige, kleine Abweichung besteht noch darin, dass die Grenze zwischen dem Lumbalwulst und der grauen Substanz der Dorsalhörner noch recht undeutlich ist. Die scharfe Grenze zwischen diesen beiden Gebieten im erwachsenen Marke rührt einesteils von der extremen histologischen Differenzierung des Lumbalwulstes her, andernteils von den massigeren Gefässen und Gefässscheiden, die mit Vorliebe in dieser Grenzzone heruntersteigen.

In der Innenzone dauert die früher erwähnte Auswanderung des Ependyms der Ventrolateralzone fort. Hier sind die Kerne immer noch spärlich und regellos zerstreut, während die Ependymkerne der Dorsolateralzone ein wohlgefügtes Ganzes bilden. In der Innenzone scheint die Zellvermehrung beendet zu sein, ich konnte wenigstens keine ventrikulären Mitosen mehr auffinden. Aber auch in der Mantelzone deuten wenige ultraventrikuläre Mitosen (7 in 25 Schnitten) auf einen Rückgang der Proliferation. Die Randzone hat ihre definitive topographische und histologische Gliederung erlangt, ebenso die Hoffmann'schen Grosskerne, weshalb ich auf deren Schilderung hier nicht mehr eintrete. — Während sich bis anhin die Prozesse der Volumenvermehrung des Lumbalmarkes und der Ausweitung des Beckenkanales die Wage gehalten haben, beginnt diese vom 16. Bebrütungstage an rascheres Tempo einzuschlagen. Infolgedessen bilden sich im Bodenteil und in den Seitenteilen des Sacralkanales weite Lymphspalten innerhalb der Arachnoïdea. Die Pia mater legt sich direkt dem Rückenmarke an, während die Dura mater den Beckenkanal auskleidet. Zum erstenmale treten bei diesem Stadium Ossifikationen in der Nachbarschaft der Chorda auf, die dieses Gebilde dann in der Folge immer mehr beengen und seine schliessliche Verdrängung herbeiführen.

An Chromsilberpräparaten eines Embryos von 378 h Bebrütung liess sich dann auch noch einiges über den Bau der Stützsubstanz ersehen. Über dem Zentralkanal sind noch eine Anzahl Ependymzellen bemerkbar, die etwa bis gegen das mittlere Drittel des Lumbalwulstes emporreichen. Sie sind unverzweigt, divergieren schwach nach oben und scheinen, nach ihrem stark geschlängelten Verlauf zu urteilen, in Reduktion begriffen zu sein. Hierfür scheint mir auch die Dickenabnahme der Ausläufer zu sprechen. Im mittleren Drittel, über diesen der Degeneration anheimfallenden Ependymzellen, finden sich fast nur noch Ischiocyten, Ependymzellen fehlen fast ganz. Über den Bau des oberen Drittels des Lumbalwulstes gaben mir meine Präparate keine Auskunft, da es leider nie gelingt, den oberen Teil dieses zarten Gewebes der Chromsilbertechnik zu unterwerfen. — Andere Präparate des Lumbalmarkes 16 tägiger Embryonen (384 h) gaben mir genügend Aufschluss über den Bau der Neuroglia der Lateralzonen. In der Innenzone finden sich Ependym-

zellen, die nie weit in die graue Substanz eindringen, sondern hier, oft nach vorhergegangener dichotomer Gabelung bald verschwinden. Die graue Substanz zeichnet sich aus durch zahlreiche Asterocyten vom Kurzstrahlertypus, wie ich sie auf früheren Stadien schon beschrieben habe. Radiäre Ependymfasern dagegen liessen sich nicht auffinden. In der weissen Substanz finden sich endlich, wie beim erwachsenen Marke zahlreiche Peridymzellen, sowie vereinzelte Asterocyten durch die langen, unverzweigten und tiefschwarzen Ausläufer unterscheiden sich erstere auf den ersten Blick von den Neurogliazellen der grauen Substanz.

12. Hühnchen von 17 Tagen (405 h) Bebrütung.
Höhe des Querschnittes 1900 μ (1890 μ)
Breite „ „ 2400 μ (2380 μ).

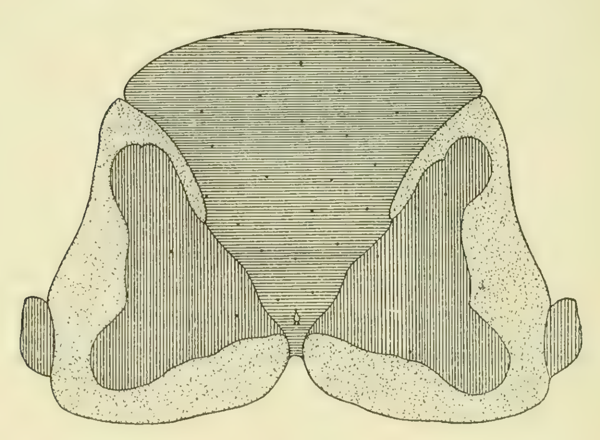


Fig. 25.
17 Tage (405 h) Bebrütung.
Vergr. 25fach.

Durch ein immer rascheres Emporquellen des Lumbalwulstgewebes nähert sich, wie auch aus Fig. 25 hervorgeht, die Topographie des Querschnittes durch das Lumbalmark rasch dem erwachsenen Marke.

Der **Zentralkanal** ist fortgesetzt in Reduktion begriffen. Er ist im oberen Abschnitt immer noch zu einer feinen Spalte ausgezogen und weist nur noch 75 μ Höhe (gegen 80 μ auf dem vorangehenden Stadium) und 26 μ Breite (gegen 70 μ) auf.

Der histologische Bau der **Längszonen** stimmt, soweit er sich an Färbepräparaten analysieren lässt, völlig mit dem vorangehenden Stadium überein. Ich verzichte daher auf dessen Schilderung und registriere hier nur noch die Zahl der aufgefundenen Mitosen:

	1. ventrikuläre Mitosen	2. ultraventrikuläre Mitosen
1. Ventromedianzone	2 (3)	0 (0)
2. Dorsomedianzone	1 (2)	19 (26)
3. Ventrolateralzone	0 (0)	3 (3)
4. Dorsolateralzone	0 (0)	3 (4)
	3 (5)	25 (33)

Der allgemeine Rückgang der Proliferation dauert also an, eine bemerkenswerte Zahl von Mitosen ist bloss noch im Lumbal-

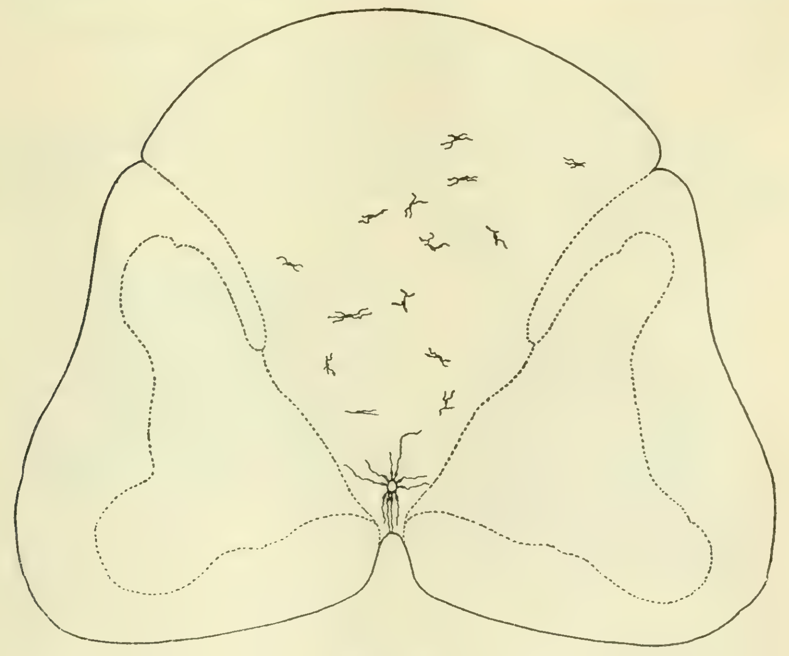


Fig. 26.
17 Tage (408 h) Bebrütung.
Vergr. ca. 35fach.

wulst zerstreut, ein Beweis dafür, dass hier die Zellbildung noch lange mit einer gewissen Intensität fortdauert, wenn sie in anderen Rückenmarkszonen längst zur Ruh gekommen ist.

Über den Bau der **Stützsubstanz** gibt Fig. 26, welche das Lumbalmark eines 17tägigen Embryos darstellt, Auskunft. Die wenigen medianen Ependymzellen sind noch weiter degeneriert, sie reichen kaum noch über den untersten Fünftel des Lumbalwulstes empor. Zahlreicher sind dagegen die Ischiocyten, die in ihrer Mehrzahl auf Blutgefässen reiten, ein Verhältnis, das Kölliker (63, p. 145ff.) auch von den Kurzstrahlen der Säugetiere beschrieben hat. Für den Lumbalwulst konstatierte P. Lachi (52, p. 284ff.) dieses Verhältnis zuerst, daher ist eine detaillierte Beschreibung hier überflüssig. Man vergleiche auch meine Fig. 3, Taf. XXVII, sowie die Schilderung der Neuroglia der erwachsenen Vögel auf Seite 532ff. dieser Arbeit.

13. Hühnchen von 18⅓ Tagen (440 h) Bebrütung

Höhe des Querschnittes 1960 μ (1900 μ)
Breite „ „ 2610 μ (2400 μ)

Die topographische Gliederung des Querschnittes zeigt keine nennenswerten Fortschritte, einzig das Emporquellen des Lumbalwulstes dauert an (Fig. 27).

Das aufrecht elliptische Lumen des **Zentralkanales** nimmt rapid ab, es besitzt hier nur noch 30 μ (75 μ) Höhe und 23 μ (26 μ) Breite. Mit Ausnahme des Lumbalwulstes lassen sich auf diesem Stadium keine weiteren histologischen Differenzierungen konstatieren. Hier dauert, in Verbindung mit der räumlichen Ausdehnung sowohl die Auflockerung des Gewebes, als auch die Zellvermehrung an. In den Medianpartien des Lumbalwulstes ist das Gewebe etwas kompakter (14—17 Kerne pro 75 μ^2), in den lateralen Gebieten dagegen viel lockerer, hier entfallen auf 75 μ^2 des Querschnittes nur noch 8—10 Kerne. Über die Intensität der Zellvermehrung gibt folgende Zusammenstellung Auskunft:

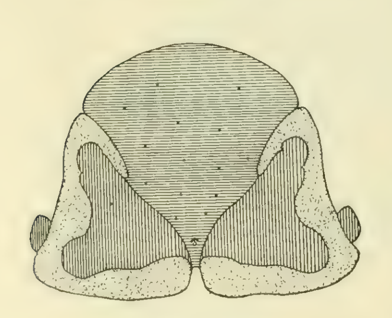


Fig. 27
18⅓ Tage (440 h) Bebrütung
Vergr. ca. 15fach

1. ventrikuläre Mitosen		2. ultraventrikuläre Mitosen
1. Ventromedianzone	0 (2)	0 (0)
2. Dorsomedianzone	3 (1)	14 (19)
3. Ventrolateralzone	3 (0)	1 (3)
4. Dorsolateralzone	0 (0)	1 (3)
	3 (3)	16 (25)

Das starke dorsale Vordringen des Lumbalwulstes wird durch ein rapides Ausweiten des Beckens ermöglicht. Dieser Prozess übertrifft den ersteren an Intensität bedeutend, weshalb auch die Spalten und Lymphräume in der Arachnoïdna sich mächtig entwickeln. So lange dieser Vorgang andauert, kann natürlich auch die Ossification des Beckens nicht weiter gedeihen, sie beschränkt sich daher immer noch auf die unmittelbare Umgebung der Chorda.

14. Hühnchen von 19 Tagen (456 h) Bebrütung.

Höhe des Querschnittes 2030 μ (1960 μ)
Breite „ „ 3150 μ (2610 μ)

Mit dem 19. Brütungstage hat das Lumbalmark sowohl topographisch als auch histologisch seine definitive Gestaltung erlangt mit Ausnahme des Lumbalwulstes, wo noch, abgesehen von der stärkeren Volumenzunahme die histologische Differenzierung fortdauert.

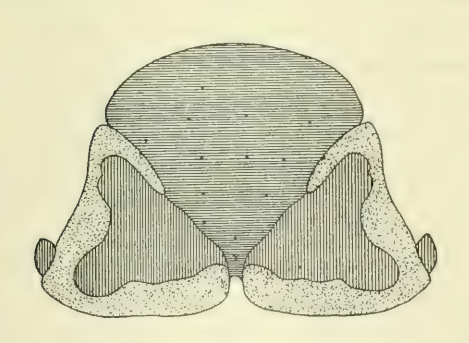


Fig. 28
19 Tage (456 h) Bebrütung
Vergr. ca. 15 fach.

Der **Zentralkanal** (vergl. Fig. 28) der sich im Vergleich zum vorangehenden Stadium reichlich um die Hälfte reduziert hat (nur noch 14 μ Höhe und 11 μ Breite), hat sein definitives Kaliber angenommen.

Die **Medianzonen** sind von dieser Zeit an nicht mehr leicht von den Lateralzonen zu scheiden, da auch ihre Innenplatte der retikulären Auflockerung anheimgefallen ist (vergl. Taf. XXVII, Fig. 6). Dadurch erscheint der Zentralkanal voll-

ständig eingebettet zu sein in ein von zahlreichen Lymphräumen durchsetztes Sternzellengewebe. Aus diesen äussern Gründen nehme ich die Innenzone bei der Beschreibung der Medianzonen mit, obwohl sie ja genetisch erst bei der Besprechung der Lateralzonen beigezogen werden müssten. — Die Medianzone bildet einen mächtigen Keil, der sich gleichsam von der Dorsalseite her zwischen die beiden Rückenmarkshälften einschiebt und sie namentlich im Dorsalteil weit auseinanderdrängt. Im unteren, schmalen Teile dieses Keiles, der die ganze Ventromedianzone mit einbegreift, liegt der Zentralkanal. Die retikuläre Auflockerung der bisher stets pilösen Ventromedianzone ist der bemerkenswerteste, histologische Fortschritt auf diesem Stadium. Wir sehen in Folge davon, ganz analog wie beim erwachsenen Marke, die ventrale Faserkreuzung (vordere Kommissur) samt dem darüber liegenden Zentralkanal, vollständig in das retikuläre Lumbalwulstgewebe hineinverlagert. Der Zentralkanal ist umgeben von 20—25 langgestreckten, spindelförmigen Ependymzellkernen. Ihr Längsdurchmesser schwankt zwischen 7 und 20 μ, ihr Querdurchmesser beträgt stets ca. 4 μ. Die Kerne sind in drei Bündel zusammengedrängt, ein ventromedianes und jederseits ein dorsolaterales, eine Anordnung, die wohl in Zusammenhang mit mechanischen Momenten steht. Diese Ependymkernzone ist von einem deutlichen Protoplasmamantel umhüllt, der sich nach aussen in einzelne Bänder und Fortsätze auflöst, die wiederum teils in gegenseitige Anastomosen treten, teils aber, wie dies schon beim vorangehenden Stadium erwähnt wurde, sich in feine, zuweilen dichotom gegabelte, freie Ausläufer auflösen. Die Zahl der letztern tritt aber beim 19 tägigen Embryo gegenüber dem breitern, anastomosierenden Protoplasmabändern ziemlich zurück. Es scheint, dass sie durch allmähliche Reduktion aus ihnen hervorgegangen sind. Indem nämlich eine beträchtliche Zahl der anastomosierenden Fortsätze resorbiert wird, wird weiteres Material für die Verstärkung der definitiv bestehenden Fortsätze gewonnen. So sehen wir denn, dass die feinen Fortsätze sich aus der Verbindung mit ihren Nachbarn lösen, mehr und mehr zurückgehen und schliesslich nach dem Ausschlüpfen des Embryos fast ganz verschwinden. Gleichzeitig verstärken sich dann die noch bestehenden Protoplasmabrücken zu breitern Bändern, die Glia-

fasern (vergl. p. 525) werden deutlicher und so kommt es schliesslich zu einem Zustand, wie er in den Fig. 1 und 2 der Taf. XXVII beim erwachsenen Marke bildlich dargestellt ist. — Die Kerne der Ischiocyten sind klein und oval bis ellipsoïd. Ihr Längsdurchmesser beträgt 6—8 μ, der Querdurchmesser 4—5 μ. Ihre Nucleoli sind, wie übrigens bei allen Stützzellkernen, durch eine derbe Chromatinkapsel verdeckt. Während die pericentralen Ependymzellen noch einen deutlichen Protoplasmaleib aufweisen, reduziert sich dieser bei den Ischiocyten immer mehr auf Kosten der bänderartigen Ausläufer. Eine Ausnahme bilden nur diejenigen Ischiocyten, die in grössern Zügen die quer verlaufenden Blutgefässe begleiten. Ihre Kerne sind stets in eine deutlich sichtbare gemeinsame Protoplasmamasse eingebettet. In den mir vorliegenden Präparaten herrscht ein bedeutend grösserer Kernreichtum als auf den vorangehenden Stadien, ich zählte durchschnittlich 20 Kerne pro 75 μ^2 des Querschnittes. Diese rasche Zunahme ist recht bemerkenswert. Ist sie vielleicht auch zum Teil auf Schrumpfung zurückzuführen, so sprechen für eine faktische Zunahme der Elemente folgende zwei Umstände: 1. Die Querschnittsfläche des Lumbalwulstes hat seit dem vorangehenden Stadium nur sehr wenig zugenommen, obwohl eine fortwährende Zellvermehrung stattfand. 2. Diese Proliferation dauert, mit fast unverminderter Energie an, um erst einige Zeit nach dem Ausschlüpfen des Embryos zur Ruhe zu kommen.

In den Lateralzonen fanden sich nur wenige Mitosen (3). Mehr dagegen im Lumbalwulst, wo sie sich folgendermaßen verteilen:

1. ventrikuläre Mitosen 2 (1)
2. ultraventrikuläre „ 12 (14).

Ihre Zahl ist möglicherweise noch grösser, sie lassen sich aber darum nur sehr schwer auffinden, weil die in Teilung begriffenen Zellen sich nicht mehr, wie auf frühern Stadien durch einen deutlichen rundlichen Zelleib auszeichnen. Es scheint eben, dass jeder Ischiocyt, der sich noch nicht allzusehr differenziert hat, in Mitose treten kann. Die Keimzellen in Kategorien (I. II. etc. Ordnung) zu teilen, wie dies auch schon durchgeführt worden ist, scheint mir nicht der Wirklichkeit zu entsprechen, ich halte vielmehr dafür, dass sich jedes Element des Stützgerüstes, das sich noch nicht zu weitgehend differenziert hat, durch Teilung vermehren kann. Dies gilt

aber nur für die Stützsubstanz, die gegenüber den morphologisch und physiologisch so ungeheuer modifikationsfähigen Ganglienzellen als der durchaus konservative Teil des Zentralnervensystems erscheint und nur geringe morphologische und wohl noch geringere physiologische Entwicklungsmöglichkeiten besitzt. Die sehr rasche Entwicklungsfähigkeit der Ganglienzellen, die in ihrem Differenzierungsprozess qualitativ und zeitlich den Stütz-



Tabelle 3.

5. Tag 10. Tag 15. Tag 20 Tag

1 Dorsomedianzone

5. 10 15. 20

2 Dorsolateralzone

5. 10. 15 20.

3 Ventrolateralzone

5. 10. 15. 20

4. Ventromedianzone

ventriculäre Mitosen

ultraventriculäre Mitosen

Fig. 29.
Graphische Darstellung der Wachstumsintensität in den verschiedenen Zonen und Zeiten beim Hühnerembryo.

zellen weit voraneilen, geht aus allen vorangehenden embryologischen Schilderungen zur Evidenz hervor.

Der histologische Bau der **Lateralzonen** stimmt in Färbe- wie in Chromsilberpräparaten beim 19tägigen Embryo vollständig mit den bezüglichen Verhältnissen beim erwachsenen Marke überein, ich verweise deshalb auf die betr. Schilderung auf p. 524 ff.

Zusammenfassung.

I. Die Entwicklung des Rückenmarkes ist ein Prozess, der nicht kontinuierlich, sondern sprungweise verläuft.

1. In der ersten Etappe, die bis zum 5. Tage[1]) der Bebrütung dauert, wird das pilöse Stützgerüst angelegt und durch fortgesetzte ventrikuläre Proliferation der Keimzellen die Neuroblasten erzeugt.
2. In der zweiten Etappe, vom 5.—8. Tage[1]) wandern die Neuroblasten ventrolateralwärts aus und das Pilosagerüst hat seine typische Ausbildung erreicht.
3. In einer dritten Etappe, die vom 9.—13. Inkubationstag dauert, wandern aus der Innenzone, ganz besonders aber aus der Dorsomedianzone eine neue Generation von Keimzellenabkömmlingen ventrolateralwärts aus, die „Spongioblasten", die auf ihrer Wanderung sich weiterhin teilen können. Die Dendritenbildung der Neuroblasten hat unterdessen ihr Ende erreicht. Gleichzeitig verfällt auch das pilöse Stützgerüst der Degeneration, aus der Pilosa wird nach und nach das Ependym und das Peridym.
4. In der letzten Etappe endlich, vom 13. Tage an, wandeln sich die zahlreichen Spongioblasten in Asterocyten um, wodurch dann das Rückenmark sein endgiltiges Aussehen erlangt. Eine Umbildung von Pilosazellen in Asterocyten, wie dies M. v. Lenhossék annimmt, konnte ich nicht beobachten.
5. Die Stützsubstanz des Rückenmarkes erlangt somit ihre definitive Gestaltung viel später als die Ganglienzellensubstanz, sie ist der konservative Teil des Zentralnervensystemes.

[1]) Die Zeitangaben beziehen sich stets auf das Lumbalmark, im proximalen Teile des Rückenmarkes spielen sich dieselben Vorgänge früher ab.

II. Topographische Entwicklung des Lumbalmarkes.

1. Erst mit dem 9. Bebrütungstage beginnt sich die Dorsomedianzone allmählich in den Lumbalwulst umzuwandeln. Am intensivsten ist sein Wachstum zwischen der 310. und 320. Inkubationsstunde.
2. Die Hoffmann'schen Grosskerne werden ungefähr am 6. Tage von der Mantelzone abgespalten. Aber erst mit dem 14. Tage beginnen sie sich in Zusammenhang mit der Ausweitung des Beckenkanales im Querschnitt des Rückenmarkes zu differenzieren.

III. Histogenese des Lumbalmarkes.

1. Der Grad der histologischen Differenzierung nimmt im Rückenmark eines und desselben Embryos caudalwärts ab. Ebenso bleiben die Dorsolateralzonen in der Entwicklung hinter den Ventrolateralzonen zeitlich zurück.
2. Das pilöse Stützgerüst hat um den 14. Tag herum seine stärkste Ausbildung erreicht. Nachher bilden sich die Pilosazellen um, je nachdem sie sich von der Membr. lim. centralis oder superficialis loslösen in Ependym- oder Peridymzellen.
3. Inzwischen haben auch die Spongioblasten begonnen, sich in den Lateralzonen in Asterocyten von moosartigem Habitus umzuwandeln. Durch Streckung einzelner ihrer Fortsätze bilden sich langstrahlige Elemente, die sich meist in Verbindung mit den Gefässwänden setzen.
4. Im Lumbalwulst gehen aus den Spongioblasten (Ischioblasten) die wenigstrahligen Ischiocyten hervor, die wohl alle in Connex mit Blutgefässen sind, und demzufolge auch spezifische Gestalt haben.
5. Eine Vergleichung der Färbe- und der Chromsilberpräparate lehrt, dass durch die Versilberung nur ein Teil der Ischiocyten, nämlich ihre Kerne und axialen Gliafasern dargestellt werden. Das allgemeine durch Syncytien verbundene protoplasmatische Reticulum hingegen, sowie die Gliafasern, werden durch die Färbemethoden dargestellt.

VI. Versuch einer entwicklungsphysiologischen Deutung des Lumbalwulstes.

Die Frage, welche Ursachen entwicklungsphysiologischer Natur zur Bildung des Lumbalwulstes führen konnten, hat die Forscher schon wiederholt beschäftigt, so Nicolai (9, p. 203) und Gadow (42, p. 337). Beide stimmen darin überein, dass sie glauben, es sei der „Sinus rhomboïdalis“ aufzufassen als Resultat eines seitlichen Druckes des wuchernden Lumbalwulstgewebes („eiweissähnliche Flüssigkeit“ Nicolai), verbunden mit Zugwirkungen der wachsenden Spinalnerven. Diese Deutungsversuche entsprechen nun darum nicht ganz den tatsächlichen Verhältnissen, weil das lockere Gewebe des Lumbalwulstes niemals Merkmale zeigt, welche die Annahme eines lateralen Druckes rechtfertigen würden, denn würde der emporwuchernde Lumbalwulst wirklich auf die Dorsalstränge pressen, so müsste er doch an dieser Stelle zweifelsohne ein kompaktes Gefüge zeigen. Weiterhin liesse sich dann auch nicht erklären, warum sich gerade in diesem mechanisch stark affizierten Gewebekomplex so viele Mitosen finden, da diese sonst doch stets an Orten geringerer mechanischer Belastung (wo die Zirkulation der Nährsäfte günstiger ist) zu finden sind. Endlich widerspricht der Annahme einer „Pressung“ die Tatsache, dass grosse Massen von Spongioblasten von der locker gebauten Dorsomedianzone in das dichte Gewebe der Lateralzonen einwandern. Ein lateraler Druck des werdenden Lumbalwulstes darf also bei der Bildung des „Sinus rhomboïdalis“ nicht angenommen werden. Auch geben uns beide genannten Autoren keine Auskunft, warum ein „Sinus rhomboïdalis“ nur bei den Vögeln auftritt. Deshalb mag es gerechtfertigt erscheinen, wenn hier noch auf die fraglichen Verhältnisse eingegangen wird; ich möchte aber von vornherein Bezeichnungen wie „Ursache“ und „Wirkung“ vermieden wissen, da sich ja keineswegs feststellen lässt, was in diesen Wachstumsprozessen das Primäre und was das Sekundäre ist, es lassen sich einzig kausale Zusammenhänge verschiedener Entwicklungsprozesse konstatieren. Eine entwicklungsphysiologische Deutung des Lumbalwulstes kann aber nur dann genügen, wenn sie all der in den frühern Kapiteln dieser Arbeit erwähnten Besonderheiten des Vogelrückenmarkes Rechnung trägt. Sie

soll aber nicht nur die Entstehung des Lumbalwulstes, sondern auch die Bildung der Hoffmann'schen Grosskerne erklären und zugleich Auskunft geben, warum dies alles nur beim Vogelrückenmarke vorkommt, nicht aber bei dem Marke anderer höherer Vertebraten. Die Fakta, von denen ausgegangen werden muss, sind anatomischer, histologischer und ontogenetischer Natur. Sie betreffen nicht nur das Rückenmark allein, sondern auch die Umgebung desselben, in erster Linie das Becken. Betrachten wir zunächst die Anatomie. In den Figuren 1 und 3 fällt wohl besonders auf, dass der Lumbalwulst nur im Gebiet der Ischiadicuswurzeln, nicht aber in dem des Cruralisgeflechtes auftritt. Die verschiedenen Spinalnervenpaare, die hier ein- resp. austreten, streben rasch nach Vereinigung (die unter relativ stumpfen Winkeln stattfindet), ebenso schnell teilen sie sich aber wieder in eine grosse Zahl von Ästen, die stark divergent und unter den verschiedenen Winkeln vom Rückenmark abspringen. Anders im Gebiet der Ischiadicuswurzeln! Hier vereinigen sich die Nervenäste unter sehr spitzen Winkeln annähernd in einem gemeinsamen Punkte, um dann als starkes, kompaktes Bündel auf langem Wege vereint kaudalwärts zu verlaufen. Ferner sehen wir, dass der Lumbalwulst da am stärksten ausgebildet ist, wo die stärkste (sensible) Ischiadicuswurzel ins Rückenmark eintaucht und wo die Dorsalstränge am stärksten klaffen. Die Tatsachen der Histologie, die Berücksichtigung finden müssen, sind der auffallend lockere Bau des Lumbalwulstgewebes und die ausgesprochen horizontale Anordnung vieler Ischiocyten. Die grösste Bedeutung kommt aber der Entwicklungsgeschichte zu. Topographisch und histologisch entwickelt sich der Lumbalwulst relativ spät, erst mit dem 12. Tage beginnt er sich schärfer vom übrigen Teile des Rückenmarkes zu sondern, durch rapide Zellvermehrung wächst er energisch empor und verfällt gleichzeitig einer immer intensiver werdenden Auflockerung. Gleichzeitig und in Zusammenhang damit weitet sich auch die Umgebung des Rückenmarkes, besonders die Dura mater und das Becken sehr stark aus. — Endlich ist die Möglichkeit gross, dass die für die Vögel so charakteristische Ausbildung des Kaudalnervengeflechtes (ein ganz unbedeutendes Pudendusgeflecht statt der kräftigen Cauda equina der Säuger) bei der Entstehung des Lumbalwulstes keine geringe Rolle spielt.

Gehen wir nun aus von der wohl allgemein zugestandenen Annahme, dass die auswachsenden Spinalnerven Zugwirkungen auf das embryonale Zentralnervensystem ausüben. Diese mechanischen Einflüsse sind, wie eine Betrachtung der Figuren 1 und 3 lehrt, in den verschiedenen Rückenmarksregionen recht verschieden. Ihre Intensität ist abhängig von der Zugrichtung, von der Stärke des in Frage kommenden Nervenastes, endlich aber von den mechanischen Verhältnissen der Umgebung. Im Cruralisgeflecht, wo sich die einzelnen relativ schwachen Nervenäste nach ihrer Vereinigung rasch und stark divergent auflösen, wird begreiflicherweise die Resultante der Kräfteparallelogramme nicht besonders gross sein. Sie wird ausserdem annähernd senkrecht zur Längsrichtung des Rückenmarkes stehen. Nun müssen sich aber im wachsenden Marke auch longitudinale Zugwirkungen geltend machen (in Zusammenhang mit der Streckung des Körpers). Diese beiden Kräfte, der Lateralzug des Cruralisgeflechtes und der Longitudinalzug des Rückenmarkes halten sich die Wage, denn sonst müsste sich eine Ungleichheit im anatomischen Bau des Markes wiederspiegeln. Anders sind die Verhältnisse im Ischiadicusgebiet. Hier trifft die Resultante der Kräfteparallelogramme unter spitzem Winkel auf das Rückenmark. Sie ist ausserdem sehr gross, denn die Ischiadicuswurzeln sind äusserst kräftig. Der Zug schräg nach hinten und unten kann hier nicht aufgehoben werden durch longitudinale Zugwirkungen im Rückenmarke, denn diese sind in dem schwachen der Reduktion verfallenen Caudalmark wohl so minim, dass die ausser Betracht fallen. Es findet infolgedessen im hintern Abschnitt des Beckenkanales eine Aufstauchung des Nervenrohres an der ventralen Seite und eine laterale Zerrung an der dorsalen Seite statt. Nun verlaufen bekanntlich an der Ventralseite des Markes, vor den Wurzelaustritten derbe Querbalken der Dura mater, die lateralwärts sich am Lig. denticulatum anheften. Gegen diese straffen Bindegewebszüge hin wird das werdende Mark durch die Spinalnerven gezerrt, derart, dass Eindrücke der Querbalken der Dura noch beim erwachsenen Marke als deutliche Furchen sichtbar sind. Dabei werden über dem Lig. denticulatum von diesen Duralbalken kleine, segmental geordnete Partien der Lateralzonen, besonders Längsfaserkomplexe aufgestaucht. Sie werden dadurch vom Longitudinalzug entlastet

und infolgedessen können Neuroblasten und später auch Spongioblasten ungehindert von zentraleren Gebieten des Markes her einwandern. Die auswachsenden motorischen Wurzeln können aber darum zu keiner „Sinus“bildung führen, weil sie nur lokal auf die Ventralhornzellen wirken. Diese weisen auch deutlich Spuren eines solchen Zuges auf, sind doch ihre Dentriten wie die schematische Figur 30 zeigt, stark einseitig entwickelt.

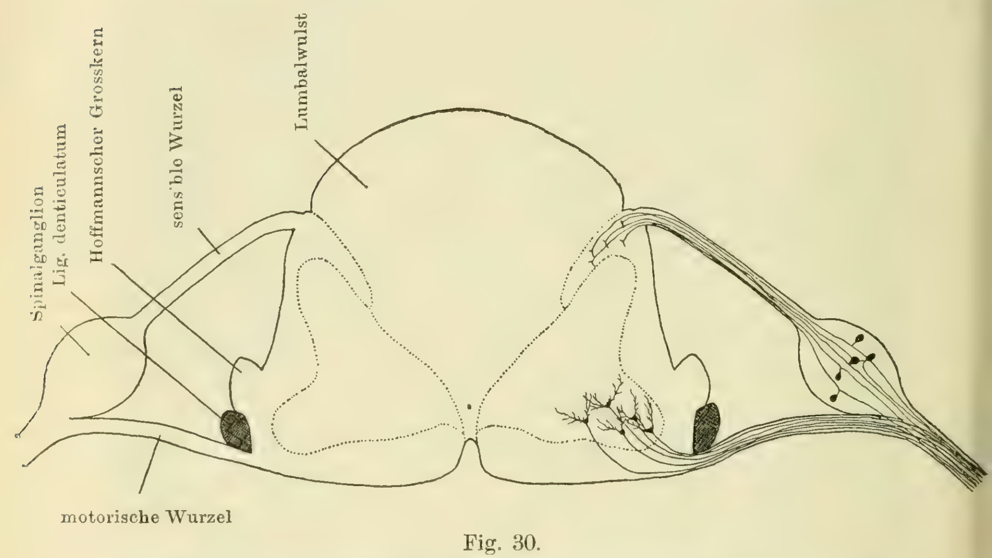


Fig. 30.
Schematischer Querschnitt durch das Lumbalmark eines Vogels. — Die Spinalnerven sind in die Schnittebene projiziert.

Zudem steigen noch die motorischen Wurzeln gegen das Spinalganglion an, wodurch die Zugkraft nicht unbeträchtlich vermindert wird. Anders sind die Folgen des Zuges im Dorsalteil des Rückenmarkes. Die in die Dorsalstränge eintauchenden sensiblen Wurzeln teilen sich bekanntlich in auf- und absteigende Längsfasern. Somit wirkt der Zug der auswachsenden Spinalnerven nicht nur lokal, sondern er wird in auf- und absteigender Richtung weiter geleitet. Da nun das Becken in den Gebieten lateral und dorsal vom Lumbalwulst sich stark ausweitet, so bilden die Dorsalstränge, dem Zuge nachgebend, den sog. Sinus rhomboïdalis. Das Gewebe der Medianzone wird somit vom lateralen Drucke befreit und kann infolgedessen üppig wuchernd in die Höhe

dringen und den so auffallend locker gebauten Lumbalwulst bilden, weil nirgends Hindernisse bestehen, die diesen Gewebekomplex in seinem Wachstum beengen. Er bildet, physiologisch betrachtet, ein mechanisches Füllgewebe in der zwischen den Dorsalsträngen gelegenen Rautenspalte.

VII. Der Lumbalwulst und das Sacralgehirn der Dinosaurier.

Als durch die Arbeiten von O. Ch. Marsh (37) die Aufmerksamkeit der Forscher auf die kolossale Ausbildung des Lumbalmarkes der Stegosaurier geleitet wurde, wo das Sacralmark (wenigstens nach dem Beckenausguss zu schliessen) das Gehirn, resp. den Schädelausguss wohl um das zehnfache an Volumen übertrifft, wurde, besonders durch Wiedersheim (38, p. 371 ff.) und Gegenbaur (68, p. 784) die Hypothese aufgestellt, es sei bei den ornithopoden Dinosauriern der Schwerpunkt des gesamten Nervenlebens in das hintere Rumpfende verlegt gewesen, man sprach geradezu von einem „Sacralgehirn". W. Krause (36, p. 471 ff.) widersprach jedoch dieser Annahme und wies auf zwei andere anatomische Möglichkeiten in der Deutung dieses kolossalen Beckenausgusses hin. Einmal könnte das Vorhandensein eines mächtigen Ventriculus terminalis angenommen werden, wie ein solcher am Anfang des Filum terminale beim Menschen vorkommt, oder aber, und das scheint Krause das plausiblere, es wäre bei den Stegosauriern ein Lumbalwulst ähnlich dem der Vögel vorhanden gewesen. Da man früher allgemein glaubte, die ornithopoden Dinosaurier seien die direkten Vorfahren der Vögel, so fand die Hypothese Beifall, es sei der Lumbalwulst der Vögel ein altes Erbstück der cretacischen Reptilvorfahren der Vögel. So Gegenbaur (68, p. 784) und Gadow (42, p. 337). Seither hat nun aber die Paläontologie gründlich mit dieser phylogenetischen Spekulation der Verwandtschaft zwischen den riesigen Dinosauriern und den Vögeln aufgeräumt, sodass es wohl am Platze ist, die Deutung von Krause einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Da ist vor allem die sehr ungleich starke Ausbildung des Sacralgehirnes bei den verschiedenen Vertretern der Ornithopoden zu berücksichtigen. Bei Morosaurus ist der Beckenausguss nur zwei- bis dreimal so gross als der Schädelausguss, bei Stegesaurus erreicht er das zehnfache. Die nächstverwandten

Dinosaurier, die carnivoren Theropoden, zeigen keine Spur eines Sacralgehirns, ebensowenig andere Reptilgruppen. Wäre der erweiterte Beckenkanal und mit ihm der Lumbalwulst der Vögel wirklich ein Dinosauriererbstück, so müsste doch hier irgendwo sich eine Andeutung finden. Ausserdem suchen wir bei Archaeopteryx und den cretacischen Zahnvögeln (Ichthyornis, Hesperornis etc.) vergeblich nach einem erweiterten Beckenkanal, und doch müsste er hier noch am ehesten zu erwarten sein. Zu diesem negativen phylogenetischen Moment kommt noch ein positives ontogenetisches. Wie in Kapitel V dieser Arbeit gezeigt wurde, ist der Lumbalwulst, samt dem erweiterten Beckenkanal, der sekundäre Erwerb einer relativ späteren Zeit des Embryonallebens, der in der histologischen Differenzierung seiner Stützsubstanz weit über das hinausgeht, was bei den modernsten Reptilien möglich ist, geschweige denn bei jenen alten mesozoïschen Formen. Es könnte aber auch angenommen werden, das Rückenmark der Ornithopoda habe den Sacralkanal nicht ausgefüllt, wie das ja auch bei den Vögeln der Fall ist, dass hier weite Hohlräume vorhanden waren, vielleicht erfüllt mit Bindegewebe, auch die Möglichkeit des Vorhandenseins eines Plexus chorioïdeus ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Hierüber zu diskutieren hat keinen grossen Zweck, es sollte hier nur auf die Haltlosigkeit der Annahme, der Lumbalwulst der Vögel müsse ein Erbstück der Dinosauriervorfahren sein, hingewiesen werden.

Literaturverzeichnis.

1. Steno, N.: Myologiae specimen seu musculorum descriptio geometrica. Florentiae 1667.
2. Perrault, Cl.: Description anatomique des trois aigles. Mem. de l'Acad. des sciences de Paris 1666/99.
3. Valentin, M. B.: Amphitheatrum zootomicum tabulis aeneïs quam plurimis exhibens historiam animalium anatomicum. Gissae 1720.
4. Jacobaeus, Ol.: Anatome psittaci. Act. Hafn. Kopenhagen 1744.
5. Gall, Fr. J. et Spurzheim, J. Chr.: Anatomie et physiologie du système nerveux en général et du cerveau en particulier. Paris 1809.
6. Meckel, Fr.: Cuviers Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig 1809.

7. Keuffel: Über das Rückenmark der Vögel. Reil und Autenrieths Arch. f. d. Physiol., Bd. X. Halle 1810.

8. Emmert, A. G. F.: Beobachtungen über einige anatomische Eigentümlichkeiten der Vögel. Reil und Autenrieths Arch. f. d. Physiol., Bd. X., Halle 1811.

9. Nicolaï: Über das Rückenmark der Vögel und die Bildung desselben im bebrüteten Ei. Reil und Authenrieths Arch. f. d. Physiol., Bd. XI. Halle 1812.

10. Tiedemann, Fr.: Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1813.

11. Carus, C. G.: Versuch einer Darstellung des Nervensystems und Gehirns. Leipzig 1814.

12. Tiedemann, Fr.: Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns Nürnberg 1816.

13. Burdach, K. Fr.: Vom Bau und Leben des Gehirns. Leipzig 1819.

14. Serres, Et. R. Aug: Anatomie comparée du cerveau dans les quatres classes des vertébrés. Paris 1826.

15. Carus, C. G.: Zootomie. Leipzig 1834.

16. Owen, R.: Cyclopedia of Anatomy and Physiology. Vol. I. Article Aves. London 1835.

17. Swann: Illustrations of the comparative Anatomy of the nervous system. London 1835.

18. Remak, R.: Observationes anatomicae et microscopicae de systematis nervosi structura. Berlin 1838.

19. Longet: Anatomie et physiologie du système nerveux. Paris 1842.

20. Wagner, Rud.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1843.

21. Guillot, Nat.: Exposition anatomique de l'organisation du centre nerveux dans les quatres classes des vertébrés. Paris 1844.

22. Hay, E. A.: De sinu rhomboïdali in medulla spinale avium. Diss. inaug. Halle 1844.

23. Leydig, F.: Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre. Müllers Archiv 1854.

24. Bratsch und Ranchner: Zur Anatomie des Rückenmarkes. Erlangen 1855.

25. Metzler: De medulla spinalis avium textura. Diss. inaug. Dorpat 1855.

26. Bidder und Kupffer: Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. Leipzig 1857.

27. Stilling: Neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarkes. Cassel 1859.

28. Stieda: Studien über das zentrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 19. Leipzig 1869.

29. Foster and Balfour: The elements of the embryology. London 1874.
30. Brown-Séquart et Pierret: a) Gazette des hôpitaux. b) Progrès médical. Paris 1875.
31. Balfour, F. M.: On the development of spinal nerves in elasmobranch fishes. Philos. Trans. 1876.
32. Duval, M.: Sur le sinus rhomboïdal. Gazette méd. de Paris, tome V. Paris 1876.
33. Derselbe: Recherches sur le sinus rhomboïdal des oiseaux. Journ. de l'anat. et de la physiol. Paris 1877.
34. Derselbe: Système nerveux. Nouveau dictionnaire de médicine et chirurgie. Paris 1877.
35. His, W.: Über die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1879.
36. Krause, W.: Zum Sacralgehirn der Stegosaurier. Biol. Zentralblatt No. 15. 1881.
37. Marsh, O. Ch.: Principal characters of American jurassic dinosaurs. Americ. Journ. of Science. 1881.
38. Wiedersheim, R.: Zur Paläontologie Nordamerikas. Biol. Zentralbl. No. 12. 1881.
39. Ranvier: De la névroglia. Arch. de physiol. norm. et path. 1883.
40. Golgi, C.: Sulla fina anatomia degli organi del sistemo nervoso. Milano 1885/86.
41. His, W.: Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes. Abhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., math. phys. Kl. Bd. XIII. Leipzig 1886.
42. Gadow und Selenka: Bronns Klassen und Ordnungen der Vögel. Bd. I. 1887.
43. Vignal: Sur le dévelopement des éléments des couches corticales du cerveau et du cervelet chez l'homme et les mammifères. Arch. de physiol. Paris 1888.
44. Beard, J.: The developement of the peripheral nervous system of vertebrates. Quart. Journ. of microsc. science. Vol. 29. 1889.
45. Burckhardt, R.: Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII. 1889.
46. Falzacappa: Ricerche istologiche sul midollo spinale. Rend. della R. Accad. dei Lincei. Vol. V. 1889.
47. His, W.: Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Abhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch. Leipzig 1889.
48. Lachi, P.: Alcune particolarità anatomiche del rigonfiamento sacrale nell midollo degli ucelli. Atti d. Soc. toscana di scienze nat. Memorie, Vol. V. Pisa 1889.
49. Derselbe: Sulla origine delle sostanze gelatinose nel midollo spinale del pollo. Atti della soc. med.-chir. di Perugia. 1889.
50. Ramon y Cajal, S.: Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anz. Jahrg. V. 1890.

51. Van Gehuchten: La structure des centres nerveux. La moëlle épinière et le cervelet. La cellule V, Tome VIII. Lierre 1891.
52. Lachi, P.: Contributo alla istogenesi della nevroglia nel midollo spinale del pollo. Atti d. soc. di scienze nat. Memorie, Vol. XI. Pisa 1891.
53. v. Lenhossék, M.: Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt. 1891.
54. Derselbe: Zur Kenntnis der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo. Verhandl. d. X. intern. med. Kongr. Berlin 1891.
55. Valenti: Contributions à l'histogénèse de la cellule nerveuse et de la névroglie du cerveau et de certains poissons chondrosteïques. Arch. ital. biol. XVI. 1891.
56. Retzius, G.: Studien über Ependym und Neuroglia. Biol. Unters., N. F. V. Stockholm 1893.
57. Derselbe: Zur Kenntnis der ersten Entwicklung der nervösen Elemente im Rückenmark des Hühnchens. Biol. Unters., N. F. V. Stockholm 1893,
58. Schaper, A.: Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. Morphol. Jahrb. XXI. 1893.
58a. v. Lenhossék, M.: Über oberflächliche Nervenzellen im Rückenmark des Hühnchens. Beitr. zur Histol. des Nervensystems und der Sinnesorgane. 1894.
59. Burckhardt, R.: Der Bauplan des Wirbeltiergehirns. Morphol. Arb., Bd. IV, 1894.
60. Sala y Pons, Cl.: La neuroglia de los vertebrados. Barcelona 1894.
61. v. Lenhossék, M.: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschung, 2. Auflage. Berlin 1895.
62. Weigert: Beiträge zur Kenntnis der menschlichen Neuroglia. Frankfurt 1895.
63. v. Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre, 6. Auflage, 2. Bd. Leipzig 1896.
64. Popoff, S.: Weitere Beiträge zur Frage über die Histogenese der Kleinhirnrinde. Biol. Zentralbl. No. 16. 1896.
65. Held, H.: II. Abhandlung über die Nervenzellenstruktur. Arch. f. Anat. 1897. Suppl.
66. Reinke, W.: Beiträge zur Histologie des Menschen II. Arch. f. mikr. Anat. 50. 1897.
67. Schaper, A.: Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Zentralnervensystem. Arch. f. Entw. mech. d. Organismen. Leipzig 1897.
68. Gegenbaur, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1. Bd. Leipzig 1898.
69. Müller, E.: Studien über Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 55. 1899
70. Sclavunos, G.: Über die Keimzellen in der weissen Substanz des Rückenmarkes von alten Embryonen und Neugeborenen. Anat. Anz.. Bd. XVI, No. 17/18. 1899.
71. Yamagiva: Eine neue Färbung der Neuroglia. Virchows Arch. 160. 1900.

72. Capobianco: Della participazione mesodermica nelle genese della neuroglia cerebrale. a) Monit. zool. ital. XII. 1901. b) Arch. ital. biol. 1902.
73. His, W.: Über das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. His' Arch. Leipzig 1901.
74. Hardesty: The Neuroglia of the spinal cord of the Elephant with some preliminary observations upon the development of neuroglia fibres. Americ. Journ. of Anat. II, No. 1. 1902.
75. v. Kölliker, A.: Über die oberflächlichen Nervenkerne im Marke der Vögel und Reptilien. Zeitschr. f. wissensch. Zool, Vol. 72, 1. Heft. 1902.
76. Held, H.: Über den Bau der Neuroglia. Abhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. XXVIII. Leipzig 1903.
77. His, W.: Die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Abhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., math.-phys. Kl., Bd. XXIX. Leipzig 1904.
78. Streeter, G. L.: The structure of the spinal cord of the Ostrich. Americ. Journ. of Anat., Vol. III. 1903.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVII.

Fig. 1. Zentraler Teil des Lumbalwulstgewebes von Garrulus glandarius. Vergr. 450fach.

Fig. 2. Vier Ischiocyten aus dem Marke von Garrulus glandarius. Vergr. 600fach.

Fig. 3. Drei mehrstrahlige perivaskuläre Ischiocyten. Vergr. 500fach.

Fig. 4. Ein vielstrahliger perivaskulärer Asterocyt aus der grauen Substanz des Markes von Accipiter nisus. Vergr. 500fach.

Fig. 5. Einige Entwicklungszustände von Spongioblasten aus dem Lumbalmarke des 15tägigen Hühnerembryos (Golgiverfahren). Vergr. 400fach.

Fig. 6. Zentraler Teil des Lumbalmarkes eines 19tägigen Hühnerembryos. Vergr. 500fach.

Aus dem physiologischen und histologischen Institut der tierärztlichen Hochschule zu Dresden. (Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Ellenberger).

Die Traubenkörner unserer Haussäugetiere.

Von

Otto Zietzschmann.

Hierzu Tafel XXVIII.

Die makroskopischen Verhältnisse der Traubenkörner, der Granula iridis, die wir bei einzelnen Gattungen unserer Haustiere finden, sind seit den Veröffentlichungen von Bayer und Lange im allgemeinen hinreichend bekannt. Jedoch bestehen noch einzelne Meinungsverschiedenheiten, vor allem inbezug auf das Vorkommen der Gebilde beim Schwein, wie die folgenden Auseinandersetzungen zeigen werden.

Die fraglichen Bildungen hat Bayer am oberen Rande der Pupille beim Pferd und den Wiederkäuern und am unteren beim Pferd gefunden und kurz beschrieben. Eingehender aber hat diese Verhältnisse Lange bei allen Haustieren untersucht und geschildert. Nach ihm finden sich die Traubenkörner mehr oder weniger übereinstimmend am oberen und unteren Pupillarrande beim Pferd, beim Esel, beim Rind, beim Schaf und endlich bei der Ziege; beim Schwein sollen sie immer fehlen, wie auch bei Hund und Katze. Ellenberger und Baum stimmen diesen Angaben von Lange wohl im allgemeinen zu, jedoch sollen nach diesen Autoren beim Schwein am oberen Lidrande ebenfalls Traubenkörner sichtbar sein. Auch Martin hat beim Schwein meist Traubenkörner gesehen, ohne jedoch anzugeben, an welcher Stelle sitzend er sie fand.

Nach meinen eigenen Untersuchungen an Augen von Schweinen muss ich mich Lange anschliessen und das Vorkommen von Traubenkörnern bei diesem Tiere verneinen. Auch inbezug auf das Vorhandensein von gleichen Gebilden am unteren Pupillarrande bei den Wiederkäuern konnte ich Langes Angaben nur bestätigt finden. Im übrigen kam es mir nicht darauf an, die makroskopischen Verhältnisse zu beleuchten, sondern es handelte sich für mich nur darum, den histologischen Bau der Granula iridis zu schildern, welcher bis jetzt noch von keiner

Seite eingehender untersucht worden ist, und über den Schlampp und Ellenberger-Günther in ihren histologischen Werken keine Angaben machen.

Was den Mutterboden, aus dem die Traubenkörner entstehen, anlangt, so ist man darüber einig, dass die Granula iridis Anhängsel der Iris und speziell des Stratum pigmenti iridis sind, dass also die ektodermale Retina Elemente zur Bildung dieser eigenartigen warzigen Körper hergibt. Dafür spricht schon die dunkle Pigmentation und der makroskopisch sichtbare direkte Zusammenhang mit der Irispigmentschicht. Der deutliche Beweis wird natürlich erst durch die mikroskopische Untersuchung erbracht werden können.

An Meridionalschnitten sieht man unter dem Mikroskop, wie am freien Pupillarrande der Iris die Pigmentschicht sich plötzlich verdickt, das Stroma der Regenbogenhaut nach dem Zentrum der Pupille zu und korneawärts überragt und auch auf die vordere (korneaseitige) Fläche der Iris übergreift. Die Grösse und Form der einzelnen warzigen Gebilde ist in verschiedenen Schnitten sehr verschieden. Nach Bayer bestehen die kugeligen Auftreibungen der retinalen Pigmentschicht „aus einem von zahlreichen Lücken durchsetzten gefässreichen Gewebe. In den Lücken findet sich eine klare, mit wenig zelligen Elementen gemischte Flüssigkeit. Durch Vergrösserung dieser vorgebildeten Hohlräume entstehen die oft die Grösse einer Erbse erreichenden Cysten der Traubenkörner.“ Einen eigenartigen und unrichtigen Standpunkt vertritt Lange, der an Schnitten festgestellt haben will, „dass der von der Iris eben noch bedeckte Rand der Uvea (? Ref.) sich auflockert und dann ein durch stärkere Bindegewebszüge[1]) gebildetes Maschenwerk darstellt.“ In diesen Bindegewebssepten soll so viel Pigment abgelagert sein, „dass die Struktur der Bindegewebszellen nicht immer deutlich sichtbar wird.“ Dass ein pigmenthaltiges Maschenwerk, welches in der Hauptsache aus den Elementen des embryologisch vom Ektoderm abstammenden Stratum pigmenti iridis besteht, nicht aus Bindegewebsbestandteilen sich aufbauen kann, ist ohne weiteres klar. Nicht bindegewebiger, sondern epithelialer Natur müssen die pigmentierten Elemente der Traubenkörner

[1]) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

sein. Warum sollte bei einerseits so gleichmässiger und dichter Pigmentation des „bindegewebigen" Maschenwerks in den von Septen umschlossenen Räumen, andererseits ein „lockeres Bindegewebe" und „junge Bindegewebszellen" ohne alles Pigment vorkommen? Schon diese Überlegung hätte Lange zu einem andern Resultate führen müssen. Beachtet man noch dazu den genetischen und morphologischen Zusammenhang der Hauptelemente des Traubenkornes mit der Pars iridica retinae, so kann man von vornherein nur den Standpunkt vertreten, dass Epithelzellen die Traubenkörner aufbauen. Dass nebenbei auch bindegewebige Elemente aus dem Stroma der Iris sich an der Bildung dieser Körper beteiligen, ist eine Sache für sich und hier vollkommen belanglos. An pigmenthaltigen Schnitten durch die Granula iridis sieht man zunächst das mehr oder weniger dichte Balkenwerk der schwarzen pigmentierten Epithelzellen. Die Balken, die besonders bei den Einhufern zu grösseren unregelmässigen Zellkomplexen, bei Schaf und Ziege aber zu Zellwänden zusammentreten, umgrenzen verschieden gestaltete und verschieden grosse Hohlräume, die zum Teil mit einem zarten zellreichen Bindegewebe ausgefüllt sind, welches besonders beim Pferd sehr reich an Blutgefässen ist. Die Blutgefässe zeichnen sich dadurch aus, dass sie eine nur äusserst dünne Wand besitzen, welche nur aus dem feinen Endothelrohr und — bei den grösseren — aus einer dünnen bindegewebigen Hülle, die einzelne Zellen enthält, besteht. Der Durchmesser dieser capillaren Blutgefässe ist teilweise ein recht grosser. Oftmals werden die Räume nicht vollständig von dem zarten Gewebe ausgefüllt, wie es bei der Ziege und dem Schaf vor allem sichtbar ist. Von den mehr zusammenhängenden Gewebsteilen ziehen oft einzelne lange spindelförmige Bindegewebszellen oder Bindegewebsfibrillen wie Spannfasern zur gegenüberliegenden Wand. Einzelne Räume sind überhaupt nur von derartigen zarten Netzen durchzogen, andere wieder erscheinen vollständig frei von geformten Elementen. Alle diese Räume sind mit den Lücken Bayers zu identifizieren und enthalten eine klare Flüssigkeit, worauf Bayer schon, wie oben erwähnt, aufmerksam gemacht hat.

Nach dem Gesagten muss also eine Wasserabscheidung in diese Hohlräume stattfinden, deren Lumina wohl mit dem Raume der Augenkammern zum Teil in direktem, zum Teil in indirektem

Zusammenhange stehen. Es werden jedenfalls die zahlreichen dünnwandigen Blutgefässe in Beziehungen zur Bildung des Kammerwassers zu bringen sein, ähnlich wie Leber es für die Blutgefässe der Ciliarfortsätze festgestellt hat. Die Flüssigkeit in den Hohlräumen ist offenbar ein Bluttranssudat, welches im Granulum iridis selbst gebildet wurde. Was die Stärke der pigmenthaltigen Zellbalken anlangt, so erscheint sie mir beim Pferd am beträchtlichsten, weil da die Zellen zu grösseren Komplexen verschmelzen und nur verhältnismässig kleine, unregelmässig geformte Hohlräume freilassen (Fig. 1). Bei diesem überwiegt die Masse der pigmentierten Zellen bei weitem den Flächeninhalt dieser Hohlräume. Hier muss ich noch aufmerksam machen, dass es neben diesen grösseren eine beträchtliche Anzahl kleinerer pigmentfreier Bezirke gibt, die von den zuerst genannten wohl zu unterscheiden sind. Die ersteren entstehen dadurch, dass die Zellbalken sich nicht überall aneinanderlegen; die letzteren finden sich innerhalb der Zellbalken selbst. Jedoch muss ich zugeben, dass es beim Pferd nicht immer möglich ist, die Räume nach dieser Richtung hin auseinanderzuhalten, da bei diesem Tiere die Zellstränge eben in unregelmässigster Weise miteinander sich verbinden und die Grösse dieser beiden Arten von Räumen die gleiche sein kann.

Anders verhalten sich Schaf und Ziege (Fig. 2). Bei diesen Tieren sieht man grosse blasige, teilweise mit Bindegewebe erfüllte Hohlräume von schmalen schwarzen Spangen umschlossen, die hier und da plumpe Anschwellungen zeigen. Nicht selten finden sich auch einzelne rundliche Pigmentepithelzellen vom Balkenwerk abgelöst, gleich schwarzen Kugeln isoliert im zarten, lockigen Bindegewebe der Hohlräume liegend. (Fig. 2a).

Beim Rinde sind die Traubenkörner meist nur klein und werden in der Hauptsache dadurch hergestellt, dass das äusserste Ende der Iris, welches noch Fasern des Sphincter pupillae enthält, nach vorn sich umkrempt, die Pigmentschicht um diesen im Schnitt knopfförmigen Teil bogenförmig herumzieht, bis an die Vorderfläche der Iris reicht und dieselbe mit meist verbreiteter Basis berührt. Ist der freie Rand der Iris nicht nach vorn umgebogen, so sieht man wie die Pigmentschicht den Pupillarrand umgreift und auf der Vorderfläche der Regenbogenhaut eine Strecke nach der Iriswurzel zu sich hinzieht. Die

Traubenkörner zeigen beim Rinde einen nur geringgradig blasigen Aufbau und nur wenig mit blutgefässhaltigem Bindegewebe angefüllte Räume. Nur ganz in der Nachbarschaft des Irisstroma findet man Bindegewebe in die Pigmentschicht eingewuchert.

Dass wir es in den Traubenkörnern wirklich mit Epithelzellen zu tun haben, die denen der Pars iridica retinae gleichzustellen sind, beweisen erst Schnitte, aus denen das Pigment entfernt worden ist. Sehr gut gelingt das Depigmentieren nach der Methode von Alfieri[1]), wie sie Grunert genauer beschreibt. (Celloidinschnitte — solche in Paraffin eignen sich nach meinen Erfahrungen auch dann nicht, wenn sie sorgfältigst auf dem Objektträger aufgeklebt wurden — werden auf 24 Stunden in eine Lösung von Kalium permanganicum 1:2000 und nach Abspülen in Wasser in Solut. acidi oxalici 1:300 verbracht, bis sie vollständig farblos geworden sind. Die nachfolgende Färbung gelingt etwas schwer, aber bei langer Einwirkung der Tinktionsmittel doch gut!) An so behandelten Radiärschnitten durch die das Traubenkorn tragenden Iristeile erkennt man abermals den direkten Übergang der Epithelzellen der Pars iridica retinae in die des Traubenkorns, was auch Stein erwähnt, der die Traubenkörner „oft normalerweise“ beim Pferd gefunden zu haben angibt.

An depigmentierten Präparaten vom Pferd (vergl. Fig. 3) besitzen die einzelnen Zellen einen meist kugelrunden, auch zackigen, sehr chromatinreichen Kern, der nicht selten in der Zweizahl (Fig. 3a) vorhanden ist, und einen Zellleib, welcher die Kugel zur Grundform hat, der aber durch gegenseitigen Druck polygonal geworden ist. Die Zellgrenzen sind meist sehr deutlich sichtbar; im Schnitt erscheint der Zellleib dreieckig, viereckig, fünfeckig, sechseckig, auch teilweise ganz unregelmässig geformt und mit schmalen Fortsätzen versehen, die sich eventuell an solche von anderen Zellen anlehnen und als Produkt der gegenseitigen Druckverhältnisse aufzufassen sind. Das Protoplasma der Zellen in gut depigmentierten Schnitten erscheint bei Anwendung der Ölimmersion nicht homogen, sondern äusserst zart granuliert, trübe, wie es die Fig. 3 deutlich zeigt. An einzelnen Zellen finden sich im Protoplasma kleinere (Fig. 3, b)

[1]) Alfieri: De nuovo methodo per la depigmentazione dei tessuti. Monitore Zoologico ital. 1897.

und auch grössere (Fig. 3, c) helle Stellen, die ersteren oft in der Mehrzahl in einer Zelle. Es scheinen in solchen Zellen kleine Flüssigkeitstropfen aufzutreten, welche — anfangs ganz klein — grösser werden, teilweise zusammenfliessen und so einen grossen Teil der Zelle einnehmen können. Nicht selten kann man auch sehen, dass das gesamte trübe Protoplasma einer Aufhellung anheimfällt, oder es macht den Eindruck, als ob von einzelnen Zellen Flüssigkeit ausgepresst werde. Dieselbe ergiesst sich dann zwischen die einzelnen Zellen unter Verdrängung des Protoplasma, aus welchem ja die homogene Masse (Flüssigkeit) sich bildet. Es entstehen auf diese Weise an einer der Oberflächen der Zelle unregelmässig geformte helle Räume (Fig.3, d[1]) oder auch Kanäle (Fig. 3, e), die sich verzweigen können (Fig. 3, f, von oben gesehen, in der Schicht darunter findet man körniges Protoplasma) und an zwischenzellige Sekretkapillaren erinnern (Fig. 3, g, im Querschnitt). Der Prozess der Auflösung schreitet fort; es wird immer mehr Flüssigkeit an der Oberfläche oder im Innern des Zellprotoplasma produziert; es wächst also die helle Zone auf Kosten der trüben Protoplasmamasse, welche schliesslich ganz verschwindet. Gleichzeitig kann man sehen, dass auch am Kerne gewisse Vorgänge ablaufen, die ihm ein wesentlich verändertes Aussehen verleihen, dass nämlich der Kern solcher Zellen, der sich bei anderen mit Hämatoxylin gleichmässig körnig dunkelblau färbt, in einem meist runden oder ovalen Bezirk verwaschen hellblau tingiert (Fig.3, h), gewissermaßen aufgequollen erscheint. In anderen Zellen ist der Kern zu einem unregelmässigen, nur schwach tingierten Klumpen zusammengeschrumpft (Fig. 3, i), oder er ist schliesslich gänzlich geschwunden (Fig. 3, k). Es bleiben nach Ablauf des Prozesses helle, teils unregelmässig geformte (Fig. 3, l), teils rundliche Räume zurück, die nach Grösse beträchtlich schwanken, im Innern aber keinerlei Zellstrukturen erkennen lassen. Von den scharf begrenzten homogenen Gebilden in der Grösse einer

---

[1]) Es ist hier nur die untere Abteilung des unregelmässigen hellen Raumes gemeint, welche im Bild rechts von der mit zackiger Begrenzung gezeichneten Zelle liegt; deren Kern findet sich in der Tiefe, war also bei dieser Tubusstellung nur als Schatten sichtbar. Dass der Flüssigkeitsraum auf der Zelle drauf liegt, beweist die Tatsache, dass bei tieferer Stellung des Tubus das Zellprotoplasma erscheint.

Epithelzelle (Fig. 3, l) gibt es alle Übergänge bis zu den grössten bis über 50 μ im Durchmesser messenden Räumen (Fig. 3, m) innerhalb der verschmolzenen Zellbalken. Die grösseren entstehen dadurch, dass mehrere nebeneinanderliegende Zellen dem Auflösungsprozess anheimfallen. Ausser den scharf begrenzten grossen Räumen gibt es auch solche, welche ganz unregelmässige zackige Umgrenzung zeigen, und deren Wandungen durch mehrere zerfallende Zellen gebildet werden (Fig. 3, d). Es sind das Übergangsstadien zu den mit m bezeichneten grossen Hohlräumen.

Solche Partien, in denen zahlreiche Epithelien in angeführtem Sinne verändert erscheinen, geben dem depigmentierten Präparat ein eigenartiges Gepräge, sodass sie Stein in ihrem Aussehen mit Fettgewebe vergleicht.

Neben diesen durch Zerfall der Zellen gebildeten Bläschen und Blasen finden sich, wie schon für das pigmenthaltige Präparat hervorgehoben, mehr unregelmässig geformte, stets scharf umgrenzte grössere Räume spaltartig zwischen den Zellsträngen. Diese enthalten oft Blutgefässe mit der oben geschilderten dünnen Wand, zeichnen sich stets dadurch aus, dass sie rings von wohlerhaltenen Pigmentzellen umgeben sind, und sind genetisch nicht den anderen gleichzustellen (siehe oben). Bindegewebe findet sich beim Pferde nur sehr wenig im Traubenkorn; nur in der Umgebung einzelner Blutgefässe sind derartige Elemente nachzuweisen, bei vielen fehlen sie scheinbar auch da.

Vergleicht man das pigmenthaltige mit dem depigmentierten Präparat, so kann man sich ohne weiteres davon überzeugen, dass überall da, wo wir beim depigmentierten die grösseren, meist runden, vollständig homogenen Gebilde (Fig. 3, m) finden, auch im pigmenthaltigen Präparate runde helle Stellen zugegen sind (Fig. 1, a). An solchen Punkten fehlt die Pigmentation; nur an der Peripherie liegen Pigmentkörnchen wenig dicht unregelmässig um das mehr oder weniger pigmentfreie Zentrum herum, was bei der schwachen Vergrösserung in Fig. 1 nicht zum Ausdruck gebracht werden konnte. Es geht also mit dem Zerfall des trüben Zellprotoplasma auch der Verlust der Pigmentkörnchen einher.

Kleinere, den Traubenkörnern analoge Warzenbildungen mit den gleichen Zerfallserscheinungen an den Zellen finden sich

auch seitwärts an der eigentlichen Pars iridica retinae. Die Wucherungen gehen stets von der hinteren (inneren) Schicht derselben aus, ohne dass die vordere (äussere) Lage sich daran beteiligt. Hierbei möchte ich nicht versäumen zu erwähnen, dass man auch am Epithel der Pars ciliaris retinae ganz ähnliche Vorgänge an einzelnen Zellen ablaufen sieht, und zwar trifft man sowohl an der pigmentierten (nach Entfernung des Pigments) wie an der pigmentfreien Lage an den Zellen Vakuolenbildung an. Es müssen also auch hier sekretorische Prozesse sich abspielen, was v. Ebner schon für die unpigmentierten Zellen der Pars ciliaris retinae andeutet. Inwieweit Collins und Buchanan sekretorische Vorgänge an den vermeintlichen „Drüsen" des Ciliarkörpers beobachteten, entzieht sich leider meiner Beurteilung, da ich deren Arbeiten nur als Referate in Schwalbes Jahresbericht erhalten konnte.

Beim Pferde ist mir noch aufgefallen, dass an einzelnen ganz an der Peripherie des Traubenkornes gelegenen Stellen des pigmenthaltigen Schnittes grössere Bezirke sichtbar sind, welche gleichartig dicht pigmentiert erscheinen, ohne dass Zellbalken oder einzelne Zellhäufchen bemerkbar sind. (Fig. 1, b). Sucht man die betreffenden Stellen in depigmentierten Schnitten auf, so ist man überrascht, in dem gleich grossen Feld zu finden, dass daselbst die einzelnen Epithelzellen als solche nicht mehr zu erkennen sind. Die Protoplasmaleiber der Zellen sind verschmolzen zu einer einzigen trüben Masse, die keine Kerne mehr enthält; nur in der Peripherie, d. h. nach dem normalen Gewebe zu — wenn ich mich kurz so ausdrücken darf — finden sich zerstreut einzelne mit Merkmalen des Absterbens ausgestattete Kerne und auch Andeutungen von Zellgrenzen. Ob diese Bezirke aus irgend einer Ursache absterbende Partien des Traubenkornes sind, konnte ich mit Bestimmtheit nicht feststellen. Merkwürdig erscheint nur, dass die Pigmentation an diesen Stellen eine so intensive ist. In der Übergangszone zum Normalen finden sich nicht selten eigenartige Zellen, die nicht die gewöhnlichen Charaktere des Absterbens (Verschwinden der scharfen Umgrenzung, zerfressenen Kern) zeigen. Es sind das Zellen, die, fast vollständig rund, sich von der Umgebung deutlich abheben, meist etwas dunkler (braun) erscheinen, also das Pigment schwerer abgegeben haben als die anderen, und

deren Kern platt gedrückt am Rande gelegen ist. Vereinzelt findet man beim Pferd solche Zellen auch weiter entfernt von den eben beschriebenen Herden, zum Teil auch mit zwei Kernen ausgestattet. Dann sind die Kerne (in der Ein- oder Zweizahl) allerdings meist kugelig, aber ebenfalls stark peripher gelegen.

Anders gestalten sich, wie oben schon kurz erwähnt, die Verhältnisse des feineren Aufbaues der Traubenkörner bei Schaf und Ziege, von denen ich die der Ziege schildern will. (Vergl. dazu Fig. 2). Bei diesem Tiere haben wir dem Pferde gegenüber im Verhältnis zur Grösse der Granula iridis weit mächtigere Hohlräume, die teilweise fast vollständig mit zartem, zellreichen fibrillären Bindegewebe angefüllt sind. Das Ganze zeigt im Schnitt einen grossblasigen Aufbau. Der epitheliale Anteil tritt uns in Form schmaler Umgrenzungswände um diese Räume entgegen. Was das zarte Bindegewebe in diesen Blasen anlangt, so sind entweder nur wenige Hohlräume frei von collagenem Gewebe, oder man sieht, wie nur in die um das Ansatzgebiet des Traubenkorns an den pupillaren Rand des Irisstroma gelegenen Räume zarte wellige Fäden hineinziehen. Oft sind in solchen Schnitten auch nur die basiswärts gerichteten Teile der Hohlräume erfüllt mit Bindegewebe, die abgewendeten aber wie alle die „Alveolen", die an der Peripherie des Traubenkornes liegen, vollständig frei von Gewebsteilen (Fig. 2), nur mit klarer Flüssigkeit gefüllt. Die Blutgefässe treten nicht so zahlreich auf wie beim Pferde und sind auch enger.

Am depigmentierten Epithel, dessen Zellen seltener eine polygonale, öfters aber eine langgestreckte Form aufweisen und einen chromatinärmeren bläschenförmigen Kern besitzen, lassen sich dieselben Erscheinungen wie beim Pferd im trüben Protoplasma feststellen. Auch hier kommt es zu zirkumskripten Aufhellungen im Protoplasma der Zellen und an solchen Stellen zugleich zu Verdickungen der schmalen Epithelwände. Man kann diesen Vorgang mit einer Quellung und nachfolgenden Verflüssigung des Protoplasma vergleichen, da zunächst an solchen Stellen immer eine Dickenzunahme der Stränge zu konstatieren ist. Genau wie beim Pferd findet man an diesen verdickten Stellen im pigmenthaltigen Präparat, wo eine Aufhellung zu konstatieren ist, einen Verlust an Pigmentkörnchen. Dass jedoch bei der Ziege und auch beim Schafe grössere Partien solche

Zerfallserscheinungen aufwiesen, konnte ich nicht beobachten. Es verbietet sich das schon aus dem Grunde, dass wir bei diesen Tieren nur ganz schmale Epithelwände finden, welche die grossen Hohlräume umschliessen. Es spielen sich also hier diese Vorgänge nur in beschränktem Maße und an einzelnen Zellen ab.

Ganz ähnliche Zellbilder zeigt auch das Rind, bei dem jedoch die Epithelzellen wie beim Pferde mehr polygonal sind, und dessen kleine Traubenkörner einen kompakteren Eindruck machen als bei den kleinen Wiederkäuern, dergestalt, dass grössere Blasen nur vereinzelt auftreten. Die Zellen zeichnen sich vor denen des Pferdes dadurch aus, dass ihre Kerne wie bei Schaf und Ziege chromatinärmer sind, bläschenförmig erscheinen und deutlich mehrere dunkler gefärbte Kernkörperchen erkennen lassen. Zerfallende Zellen sieht man dem groben Aufbau entsprechend nur wenig. An der der Pupille abgewendeten Seitenfläche des Traubenkorns fand ich an der Oberfläche oft einzelne lange spindelförmige Zellen in einfacher Lage, welche ebenfalls pigmentiert erscheinen, von der Vorderfläche der Iris überspringen und so das Traubenkorn an dieser Fläche ein Stück überkleiden; es sind das pigmentierte Bindegewebszellen, vom Irisstroma abstammend.

Aus dem Geschilderten geht hervor, dass — wie ja hinlänglich bekannt — das Traubenkorn der Haustiere eine Bildung der Pars iridica retinae ist, und dass dasselbe in der Hauptsache aus pigmenthaltigen Epithelzellen besteht, welche zu unregelmäßigen Zellbalken und zu Zellwänden sich zusammenlagern, die ihrerseits grössere und auch kleinere Hohlräume umscheiden. Diese Räume enthalten zum Teil ein zartes, mit Blutgefässen reichlich durchsetztes Bindegewebe, welches von der Iris abstammt, zum Teil sind sie aber nur mit einer klaren Flüssigkeit angefüllt, welche den zahlreichen dünnwandigen Blutgefässen in der Hauptsache ihren Ursprung verdankt. Andererseits laufen aber an den pigmenthaltigen Epithelzellen Vorgänge ab, die einem Zerfall des feinkörnigen trüben Protoplasma unter Bildung einer homogenen, sicherlich flüssigen Substanz mit Schrumpfung und Zerfall des Kernes gleichkommen, und bei welchem auch ein Verschwinden des Pigmentes zu konstatieren ist. Dieser Vorgang ist jedenfalls auch als eine Sekretion von Kammerwasser aufzufassen, welche neben der durch Transsudation aus den weiten Capillaren der

Ciliarfortsätze und des Traubenkornes erfolgenden, hauptsächlichen Bildung des Humor aqueus abläuft. Ähnliche Prozesse sieht man auch an den pigmenthaltigen und unpigmentierten (v. Ebner) Zellen der Pars ciliaris retinae. Wie der Ersatz der zerfallenden Zellen stattfindet, lässt sich nicht bestimmt nachweisen. Ob beim Pferd die oft beobachteten Zellen mit doppeltem Kern in diesem Sinne zu deuten sind, lässt sich mit absoluter Sicherheit nicht sagen, wohl aber vermuten. Der Zerfall der Zellen tritt am meisten am Traubenkorn des Pferdes zutage.

Literaturverzeichnis.

Bayer: Augenheilkunde, im Handbuch der tierärztlichen Chirurgie und Geburtshilfe. 1900.

Buchanan: The glands of the ciliary body. Journ. of anat. and phys. 31. 1897. Ref. in Schwalbes Jahresbericht.

Collins: The glands of the ciliary body in the human eye. Ophth. Review, 1892. Ref. in Schwalbes Jahresbericht.

v. Ebner: Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. III. Bd., 1902.

Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 10. Auflage. 1903.

Ellenberger-Günther: Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 2. Auflage. 1901.

Grunert: Der Dilatator pupillae des Menschen, ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Irismuskulatur. Arch. f. Augenheilkunde. 36. Bd., S. 319. 1898.

Lange: Untersuchungen über Vorkommen und Beschaffenheit der Traubenkörner bei einigen Haussäugetieren. Arch. f. wissensch. und prakt. Tierheilkd. 27. 1901.

Leber: Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges, im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. 2. Aufl. 1903.

Martin: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. 1. Teil. 1902. 2. Teil. 1904.

Schlampp: Das Auge, im Handbuch der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere von Ellenberger. 1887.

Stein: Über einen eigentümlichen Befund an einem Pferdeauge. Klin. Monatsbl. für Augenheilkd. XL., 1. S. 286. 1902.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVIII.

Fig. 1. Meridionalschnitt durch das Traubenkorn des Pferdes. Formalin-Alkohol, Celloidin, Haematoxylin-Eosin. Die Form des Traubenkornes ist eine eigentümliche. Es erscheint dasselbe in zwei grössere, annähernd kugelige Gebilde zerlegt und durch ein schmales Verbindungsstück zusammengehalten. Die Form muss im Schnitt wegen der unregelmässigen, höckerigen Oberfläche des Gebildes eine verschiedene sein. In dem in der Zeichnung abgeschnitten gedachten Pupillarende der Iris sieht man quergetroffene Fasern des Sphincter pupillae. Der Aufbau des Traubenkornes ist kleinblasig. a) Gegend, aus welcher im depigmentierten Schnitt Fig. 3 gezeichnet ist. Die Hohlräume entsprechen dem mit m in Fig. 3 bezeichneten. b) gleichmässig und dicht pigmentierte Zone.

Fig. 2. Meridionalschnitt durch das Traubenkorn der Ziege. Formalin-Alkohol, Celloidin, Haematoxylin-Eosin. Aufbau grossblasig. Die peripher gelegenen Räume sind nur mit Flüssigkeit, die basal gelegenen teilweise auch mit Bindegewebe erfüllt; in letzterem einzelne abgelöste Pigmentepithelien. a) In der Iris zahlreiche Bündel des Sphincter pupillae.

Fig. 3. Epithelzellen aus einem depigmentierten Meridionalschnitt durch das Traubenkorn des Pferdes aus der in Fig. 1 mit a bezeichneten Gegend. Ok. 2, Ölimmersion (1/12 Zeiss). Formalin-Alkohol, Celloidin, Chromsaures Kali-Oxalsäure, Haematoxylin-Eosin. a Zelle mit zwei der chromatinreichen Kerne. b Zelle mit mehreren kleinen hellen Tropfen im Protoplasma. c Zelle mit grossem hellen Tropfen innerhalb des Protoplasma. d durch Zusammenfliessen mehrerer Tropfen entstandene Flüssigkeitsanhäufung; im unteren Teile in der Zeichnung der hellen Zone durch Auspressen der Flüssigkeit auf die Oberfläche der Zelle entstanden (siehe Text). e u. f an der Oberfläche von Zellen sich ansammelnde Flüssigkeit, bei f verzweigte Kanäle bildend. g ein solcher Kanal quergetroffen, einer zwischenzelligen Sekretkapillare ähnelnd. h Kern im ersten Stadium des Zerfalls (partielle Quellung). i total geschrumpfter, chromatinarmer Kern. k zerfallende Zelle ohne Kern mit peripher noch sichtbaren Protoplasmaresten. l Zelle, deren Protoplasma sich vollständig aufgelöst hat. m durch totale Auflösung vieler Zellen entstandener Raum. n Zelle ohne Zerfallserscheinungen, deren Kern im Schnitt nicht getroffen ist.

Über die Gefässinnervation der Hundepfote.

Von

Michael Lapinsky,

Professor der Neuropathologie und Psychiatrie in Kiew (Russland).

Nach einem Vortrag gehalten in der „Kiewer Physiko-medizinischen Gesellschaft“ am 20. Februar 1903.

Hierzu Tafel XXIX.

I.

Die Frage der Gefässinnervation der Pfote der hinteren Extremität beim Hunde zerfällt in mehrere Teile. Uns soll vor allem die Morphologie und Entstehung der Vasomotoren, oder, genauer gesagt, ihre Beziehung zu den verschiedenen Nervenstämmen der Pfote, beschäftigen.

Beim Hunde ist hierüber aus anatomischen Untersuchungen nichts bekannt; beim Menschen beschränken sich unsere Kenntnisse in dieser Beziehung darauf, dass nach Thoma auf der Wand der arteria tibialis posterior im Gebiet des Fusses, Pacinische Körperchen anzutreffen sind; dies ist jedoch bisher von keinem Anderen bestätigt worden. Ferner existiert eine anatomische Untersuchung der Vasomotoren des menschlichen Fusses von Frey, die mit unbewaffnetem Auge ausgeführt wurde. Frey (1877) sah bei der Untersuchung der Gefässnerven der unteren Extremität mit Pincette und Präpariernadel, nur eine sehr geringe Zahl derselben am Fuss. Am Arcus plantaris superficialis fand er überhaupt keine Vasomotoren (l. c. Seite 686). Auf dem Fussrücken gelang es diesem Autor niemals Nervi vasorum zu entdecken.

Die Beziehung der Vasomotoren zu den verschiedenen Nervenstämmen der Extremität ist durch physiologische Arbeiten zumteil aufgeklärt worden.

Wie es weiter unten noch genauer erwähnt werden soll, wird dem Nervus ischiadicus die Hauptbeteiligung an der Versorgung der Pfote mit Vasomotoren zugeschrieben.

Die Frage über die Morphologie der Vasomotoren der Pfote könnte man durch Vergleich mit den Innervationselementen der

Gefässe anderer Körperteile zu beantworten versuchen; was in dieser Beziehung vorliegt, sind meist gelegentlich gemachte Befunde bei der Untersuchung der Nervenendigungen in verschiedenen Organen, wobei auch die Gefässnerven in diesen Organen mehr oder minder eingehend berücksichtigt wurden.

Eine eingehendere monographische Darstellung über das in Rede stehende Thema besitzen wir bis jetzt noch nicht.

Bei der Durchsicht der Literatur kommen wir zu dem Resultat, dass über die uns interessierende Frage, nämlich über die Vasomotoren des Fusses, nur die zwei genannten Arbeiten vorhanden sind, die von Thoma und Frey am Fuss des Menschen, wobei Thoma, wie bemerkt, in den Gefässwänden der art. tibialis posterior am Fuss Pacinische Körperchen fand, während Frey in den distalen Teilen des Fusses gar keine Vasomotoren nachweisen konnte.

In den übrigen vorhandenen Arbeiten über die Gefässnerven anderer Körperteile und Organe, die ich hier im einzelnen nicht durchsprechen möchte, finden sich Hinweise, die, obgleich sie sich in den Details widersprechen, doch viele gemeinsame Grundzüge zeigen. Wir begegnen zunächst zahlreichen Angaben, dass unter den Nervenelementen, die mit Hülfe des Mikroskops in der Gefässwand nachgewiesen wurden, beide Arten von Nervenfasern vertreten waren — markhaltige, wie marklose.

Einige der Autoren (Arnold, Bethe, Agababow, Lehmann, Ordonnet, Gimpert) beschreiben in der Gefässwand Nervenzellen, die gewöhnlich in den Knotenpunkten von Nervennetzen liegen sollen; andere wiederum fanden an denselben Stellen nur Kerne. Die Mehrzahl der übrigen Autoren endlich fand überhaupt keine Zellen und zweifelt sogar an der Richtigkeit der Beobachtung (Ranvier, Gscheidlen, Retzius, Kessel).

Sehr viele Autoren konstatierten eine netzförmige Anordnung der Nervenfasern in den verschiedenen Schichten der Gefässwand. Arnold, Bremer und Ranvier beschreiben drei Arten von Netzen in den mehr oder weniger dicken Arterien und Venen. Gonjajew, Nesterowsky und Gscheidlen sahen nur zwei Netze.

Das erste, oberflächlichste dieser Netze liegt in der äusseren Schicht der Gefässwand. Das zweite entsteht aus den Ausläufern

des ersten und liegt zwischen der Muskelschicht und äusseren Schicht der Gefässwand. Das dritte, oder intermuskuläre Netz endlich — ein Produkt der beiden ersten — liegt in der Muskelschicht.

Nach Kleins und Beales Meinung existiert überhaupt nur ein Netz. Frey sah gar keine Nervennetze in den Gefässen.

Auf die Endigungen der Nervenfasern in der Gefässwand wurde von allen Autoren viel Aufmerksamkeit verwandt. Viele von ihnen (His, Gonjajew, Arnold) erwähnen Terminalnetze in der Muskelschicht. Andere (Kölliker, Sokolowsky, Kessel, Gonjajew, Bremer) fanden hier freie Endigungen der einzelnen Fasern in Form von Knospen oder Birnen. Zuweilen trugen die Endteile der Faser eine Reihe von Auftreibungen oder rosenkranzförmige Verdickungen.

Auf den Wänden der Lymphgefässe wurden ebenfalls baumförmige oder strauchförmige Endigungen gefunden. (Kitmanow, 1901, Anat. Anzeiger.)

Ein Teil der Autoren behauptet, dass die Nervenenden zuweilen in die Muskelzellen eindringen und sich hier in Äste teilen, die entweder hier endigen oder, nachdem sie das Kernkörperchen (Arnold) durchbohrt haben, wieder austreten und mit dem Nervennetz verschmelzen.

Keiner spricht von speziellen Endapparaten in der äusseren Wand der Blutgefässe.

Die angeführten Daten kann man jedoch wohl kaum bei der Bearbeitung der Frage über die Vasomotoren der distalen Teile des Fusses oder der Pfote benutzen und zwar hindert daran zunächst der Umstand, dass die zitierten Untersuchungen an ganz anderen Organen ausgeführt wurden.

Die Mehrzahl der im Literatur-Verzeichnisse aufgeführten Arbeiten sieht ferner ihre Aufgabe in der Feststellung der Innervation des einen oder andern Organs und berührt nur beiläufig auch die Innervation der Gefässe desselben. Die angeführte Literatur über die Gefässinnervation erschöpft daher nicht einmal die Frage über die Vasomotoren der behandelten Organe.

Noch weniger scheinen uns die Ergebnisse dieser Arbeiten für unsere Zwecke deswegen brauchbar zu sein, weil nur in der Minderzahl die Beobachtungen an Säugetieren ausgeführt wurden;

meist verwandte man Frösche, zuweilen Eidechsen, Salamander und Blutegel.

Indessen ist die histologische Kenntnis der Vasomotoren der Pfote in mancher Hinsicht und speziell für das klinische Verständnis vieler Fälle äusserst wichtig. Wir kennen eine ganze Reihe von Erkrankungen wie z. B. die Ragnaudsche und Marvansche Krankheit, die Akroparaesthesie, Erythrometalgie und Akrodinie, die Veränderungen der Nägel, das perforierende Geschwür des Fusses, die symmetrische Gangräu, die Asphyxie der Extremitäten u. a. m., deren Ursache wir in einer Veränderung der Vasomotoren vermuten dürfen, während wir den Mechanismus der pathologischen Veränderung der letzteren durchaus nicht kennen.

Ferner gilt ebenfalls gegenwärtig die Degeneration der Gefässe der distalen Teile, nach einer Läsion der Nervenstämme der betreffenden Extremität, als mehr oder weniger festgestellt. Als Vermittler dieser Erkrankung müssen, nach der Ansicht von Lemaschew, Huchard, Giovanni und anderen Autoren, die vasomotorischen Fasern gelten, die in den beschädigten Nerven gelegen sind. Der Beweis der Richtigkeit dieser Ansicht wäre jedoch noch sicherer, wenn er sich auf pathologisch-anatomische Kenntnisse der Veränderungen der Vasomotoren der degenerierten Gefässwand selbst stützen könnte. Eine derartige Arbeit gibt es aber nicht, da uns die Gefässnerven der Extremitäten in ihrem normalen Zustande unbekannt sind.

In Anbetracht des Gesagten muss eine Arbeit, die die Erforschung der vasomotorischen Innervation einer Extremität, wie der Hundepfote zum Ziel hat, als berechtigt und erwünscht anerkannt werden.

II.

Unsere Untersuchungen haben wir nach Ehrlich-Leontowitsch an Hunden ausgeführt, in deren Arteria femoralis wir, nachdem wir vorher alles Blut entleert hatten, eine warme, durch physiologische Flüssigkeit ($^1/_{32}$ %) verdünnte Lösung von Methylenblau injizierten.

Die auf diesem Wege gefärbten subcutanen und tiefliegenden Gefässchen der Falten zwischen den Zehen der Pfote, ihres Rückens, der Sohle und der intermuskulären Zwischenräume

schnitten wir mit der Scheere heraus und befreiten sie mit Hülfe der Präpariernadel von den anhaftenden Geweben; so blieben auf der Gefässwand nur diejenigen Nervenelemente zurück, die an dieselbe fest angeheftet sind.

Die grösseren Gefässe schnitten wir mit einer feinen Scheere auf und breiteten sie auf dem Objektträger flach aus. Die kleineren Gefässe, welche diese Manipulation nicht zuliessen, legten wir ohne weiteres unter das Deckglas; sie lassen sich auch so, unter planmässiger Anwendung der Mikrometerschraube, gut durchmustern.

Wir begegnen in den Gefässwänden der Pfote verschiedenen Nervenfaserarten.

1. Finden wir hier zweifellos markhaltige Fasern, mit deutlichen Ranvierschen Einschnürungen und Markscheide nebst Schwannscher Scheide. Die Konturen dieser Fasern sind meist leicht wellenförmig; die einzelnen Segmente erscheinen spindelförmig mit starker Verjüngung an den Schnürringen; ihre Länge beträgt 60 μ bis 40 μ. Die Dicke dieser Fasern schwankt zwischen 1 μ und 4 μ und befindet sich augenscheinlich im Einklang mit dem Durchmesser des Gefässes. Je breiter das Gefäss, dem die betreffende Nervenfaser angehört, um so dicker ist die letztere und umgekehrt: sehr schmale Gefässe besitzen nur dünne markhaltige Fasern.

Durch den gewellten nicht parallelen Verlauf der Konturen unterscheiden sich die betreffenden Fasern wesentlich von denjenigen markhaltiger Fasern, die sich in den peripheren Nervenstämmen befinden. Vielleicht begünstigt der grosse Spielraum diese Unregelmässigkeit der Konturen in den Gefässwänden, während die einzelnen Fasern in einem Nervenstamm zusammengedrängt lagern und sich mehr strecken müssen.

Das Mark selbst ist bei unserer Behandlungsweise nur sehr schwach gefärbt und hat ein leicht körniges Aussehen.

Die Ranvierschen Einschnürungen unterscheiden sich in einiger Beziehung von denjenigen der markhaltigen Fasern in den dicken Nervenstämmen, und zwar ist ihre Länge bedeutender und schwankt zwischen 2 μ bis 5 μ. Die Dicke der Einschnürung erreicht 0,1 μ bis 1,5 μ. Sie wird von Methylenblau sehr dunkel gefärbt und kann in ihren Teilen gut verfolgt werden. An jeder Einschnürung können wir zwei Enden und die Mitte

unterscheiden. Die ersteren sind dicker; die letztere stellt zuweilen eine schmale wallförmige oder richtiger gesagt, ringförmige Verdickung dar, zuweilen aber haben wir nicht eine, sondern mehrere kleine kuglige Verdickungen (Fig. 8, t). Öfters sind bei der von uns angewendeten Behandlung diese Verdickungen von den benachbarten Teilen der Einschnürung durch einen hellen Strich oder Spalt getrennt (Fig. 8, a, 11, a) der anzeigt, dass das Gewebe der Einschnürungen nicht überall gleichartig ist und dass einige Bestandteile desselben vom Methylenblau nicht gefärbt werden.

Was den Achsenzylinder anbetrifft, so sahen wir ihn nirgends in so ausgeprägter Form, wie man dies in den peripheren Nervenstämmen beobachten kann. Am besten kann man ihn in der Nähe der Ranvierschen Einschnürungen unterscheiden. wo er eine Dicke von 0,2 μ bis 1,2 μ besitzt. Seine Konturen sind etwas wellenförmig.

2. Ausser den markhaltigen Fasern fanden wir marklose Fasern in verschiedenen Formen.

a) Begegnen wir Fasern mit äusserst unregelmässigen Konturen von 1 μ bis 4 μ Dicke, die ovale Kerne besitzen, welch letztere vom Methylenblau nur sehr schwach gefärbt werden und bald mehr, bald weniger mit chromatophilen Körnern übersät sind. Diese Körner sind teilweise fein (Fig. 8, m), teilweise jedoch sind sie bedeutend gröber und beeinträchtigen die Glätte des Reliefs der beschriebenen Faser sehr, indem sie sich auf dieselben in Form kugliger und kleiner krystallinischer Schollen von 0,5 μ bis 2 μ Durchmesser wie aufgelagert erscheinen. Diese Fasern sind von einer feinen Scheide umgeben, deren Struktur schwer zu bestimmen ist. Stellenweise kann man noch, ausser von einer Scheide, von gewissen colloiden oder protoplasmatischen Massen sprechen, die auf der Scheide liegen (Fig. 8, D) und den Fasern ein äusserst unregelmässiges Aussehen verleihen, indem sie ihrer Scheide als Befestigung dienen oder dieselbe vielleicht auch vertreten. Diese unregelmässig geformten Massen von colloider Konsistenz werden vom Methylenblau ebenso gefärbt wie die Scheide der Faser, weshalb beide nur sehr schwer von einander zu unterscheiden sind. Die Gegenwart dieser Massen macht, wie bemerkt, die Konturen der letzteren sehr unregelmässig. Der Durchmesser der Fasern erscheint bald vergrössert.

bald verringert, wobei er in einzelnen Fällen plötzlich, in anderen Fällen wieder allmählich anwächst Im ersten Fall entstehen sehr bedeutende Unregelmässigkeiten der Konturen, die entweder an einer, oder an beiden Seiten der Faser hervortreten, im letzteren Falle sind die Konturen ringsum verändert, wie verunstaltet. Bei allmählicher Veränderung der Dicke der betreffenden Fasern (Fig. 12, a) ist eine Verunstaltung derselben natürlich nicht bemerkbar.

Gewöhnlich kann man in den verbreiterten Faserteilen einen ovalen Kern sehen, der eine leicht granulierte Oberfläche hat. Bisweilen ist der Kern äusserst wenig von der ihn umschliessenden colloiden oder protoplasmatischen Masse differenziert (Fig. 4 a. 12, c.) Gut ist der Kern bei einer Nachfärbung mit Karmin sichtbar (Fig. 4, a). Zuweilen sind diese Kerne nur von einer sehr dünnen Schicht der protoplasmatischen Masse umgeben, und zwar ausschliesslich an ihren verschmälerten Polen; so erhält man den Eindruck als wenn die Kerne spindelförmig gestaltet wären. Ihre Grösse ist sehr verschieden; 7 μ bis 10 μ zu 3 μ bis 4 μ.

In einigen von diesen Fasern kann man zuweilen sehr feine Fäden erblicken, die sich stellenweise ihrer ganzen Länge nach im Innern derselben verstecken (Fig. 2, b), stellenweise jedoch ohne jegliche Hülle verlaufen. Diese dünnsten Fäden vom 0.1 μ bis 0,15 μ Durchmesser, besitzen zuweilen kugelförmige Auftreibungen (Fig. 4, 2, b) oder Verbreiterungen von 0,3 μ bis 1,0 μ Durchmesser, wie Varikositäten.

b. Begegnen wir amyelinen Nervenfasern, die sich von den soeben beschriebenen dadurch unterscheiden, dass weder Hüllen, noch Scheiden, noch Einschliessungen zu sehen sind. Nur sehr feine Fäden und Kerne treten hervor, d. h. gerade diejenigen Teile, die in der vorhergehenden Art von Fasern am wenigsten gut unterschieden werden konnten. In klarer Form stellen sie sehr feine Fäden von 0,05 μ bis 0,1 μ Dicke vor. Gewöhnlich sind sie von sehr kleinen Körnchen von 0,01 μ bis 0,2 μ übersät oder besitzen kleine Verbreiterungen. Stellenweise kann man auch hier von einem Inhalt, in Form einer unbestimmbaren Substanz, sprechen, die die einzelnen Fasern zu Bündeln verbindet. Diese Substanz liegt nicht ausserhalb solcher Bündel, sondern in ihnen drinn und befestigt die einzelnen Fasern miteinander (Fig. 3, 7 c).

In der Mehrzahl der Fälle fehlen jedoch die bedeckenden Massen und die betreffenden Fasern verlaufen in Form von sehr dünnen, völlig entblössten und isolierten Fäden. Die Kerne dieser Fasern sind gut gefärbt und zeichnen sich durch scharfe Konturen aus. Sie haben eine Länge von 5 μ bis 8 μ und eine Dicke von 3 μ bis 5 μ. In den einzelnen Fäden werden sie überhaupt nicht angetroffen, sondern gehören den Bündeln an, in denen sie wie in einem Korbe liegen.

c. Ferner sahen wir marklose Nervenfasern, denen Kerne und Hülle fehlten und die man als nackte Achsenzylinder betrachten kann. Diese Art von faserigen Gebilden war in zwei Formen vertreten, einmal als dünne, mit Körnern übersäten, Fäden (Fig. 6), dann als Fäden mit rundlichen oder plättchenförmigen Verdickungen, wodurch die Faser selbst ein variköses oder rosenkranzförmiges Aussehen annimmt.

Die aufgezählten Arten von Nervenfasern verliefen im Gesichtsfelde ununterbrochen auf grossen Strecken. Wie jede einzelne Faser endigte, war im einzelnen Fall unmöglich zu entscheiden. Gleichzeitig fanden sich indessen in der Gefässwand zweifellos Endapparate, deren Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Art von Fasern und Nerven man zuweilen feststellen konnte.

a. Endigungen markhaltiger Fasern:

Eine markhaltige Faser gibt mehrere markhaltige Kollateralen ab, die geschlängelt und spiralig gewunden, unter abermaligen Teilungen in derselben Richtung weiterlaufen, sodass das Ganze in seiner Verästelung einer Trauerbirke gleicht (Fig. 10). Schliesslich schwindet das Mark und die nackten Achsenzylinder endigen einfach frei auslaufend oder in Plättchen — „Endplättchen" —, die jedoch nicht völlig platt sind, sondern abgeplattete, sphärige Körper darstellen. In ihrem Verlaufe sind diese Achsenzylinder mit feinen Körnchen besetzt und zeigen auch plättchenförmige Auftreibungen.

b. Bei einem anderen Typus von Endigungen handelt es sich nicht um Kollateralen, sondern um die Spitze einer betreffenden markhaltigen Stammfaser. Gewöhnlich sehen wir hier zwei bis drei Ranviersche Einschnürungen, nach deren Durchlaufen die Markscheide verschwindet. Der verbleibende nackte Achsenzylinder zerfällt in einige sehr feine Fäden; anfangs ver-

laufen diese in Form eines dünnen Bündels, dessen Durchmesser demjenigen der markhaltigen Faser gleich ist, dessen Endigung sie darstellen; darum zerteilen sie sich unter spitzem Winkel in sekundäre und tertiäre Äste, die sich in Form eines Pinsels, eines Besens oder eines Kometenschweifes ausbreiten (Fig. 9). Den Kopf eines solchen Kometen bilden vier bis fünf Fasern, die aus den ersteren durch Teilung hervorgegangen sind.

Die Fasern, die den Kometenschweif oder den Pinsel bilden, verzweigen sich in sehr spitzen Winkeln, liegen annähernd in einer Ebene und verlaufen verhältnismässig gradlinig, ja sogar mehr oder weniger parallel, soweit die Strahlen hier parallel sein können; jedenfalls umschlingen sie sich nicht und bilden keine spiralen Windungen, wie in den unter a beschriebenen Endapparaten, sie anatomosieren jedoch untereinander, sodass das Ende des Schweifes ein sehr scharfes Geflecht, mit sehr engen und langen Maschen darstellt (Fig. 9 a). Jeder Nervenfaden des beschriebenen Schweifes trägt eine knotenförmige Verdickung (Fig. 9 c) von kugeliger oder ovaler Form, die seitlich auf der Faser sitzt, oder auf die Faser, wie auf eine Achse aufgereiht ist. Die Grösse dieser Knötchen ist verschieden (zwischen 0,2 μ bis 1,2 μ, bis 1,5 μ). Die Dicke der Fäden, auf denen sie sitzen, beträgt 0,01 μ bis 0,1 μ, der Abstand der Knötchen voneinander 0,5 μ bis 6 μ, die Länge des ganzen Kometenschweifes 2 bis 3 mm.

c. Manchmal zeichnen sich diese Endigungen durch eine geringere Dichtigkeit der Maschen und Unregelmässigkeit der Strahlen aus (Fig. 15).

d. Es werden auch Endapparate von komplizierterem Bau angetroffen (Fig. 16). Wir sehen z. B. eine dünne Faser (a) von 0,6 μ Durchmesser, deren Ranviersche Einschnürung noch erhalten ist; aus dieser Einschnürung erheben sich von allen Seiten im rechten Winkel sehr dünne Stengel und Zweige, die mit einem Knötchen enden. Diese Zweige sind äusserst kurz, sitzen sehr dicht beieinander und sind ungefähr gleich lang (4 bis 6 μ). Zuweilen scheint es, dass eine derartige markhaltige Faser mit ihren Zweigen in eine strukturlose Kapsel eingeschlossen ist. Ausser diesen kurzen Zweigen sehen wir noch einzelne lange, die, in feinere und gröbere Plättchen zerteilt, in die Gefässwände eindringen. Solche Gebilde erinnern an Epheuranken, die sich an einer Wand hinziehen.

e. Sehr häufig begegnet man einfacheren Endigungen, indem markhaltige Fasern in Achsenzylinder übergehen, die sich in Form einer aufgedrehten Schnur oder einer Bürste ausbreiten und zwar ohne Anatomosen und ohne Kerne; auch fehlen gänzlich die vorhin beschriebenen kugeligen, ovalen oder plättchenförmigen Auftreibungen; doch zeigt sich der Besatz mit feinen Körnchen. Die Grösse der Körnchen, von denen die Fasern besät waren, betrug 0,2 μ bis 0,3 μ; die Breite des, wie eine Schnur aufgedrehten Endes erreichte 8 μ bis 12 μ.

Stellenweise geht aus diesen Fasern, annähernd im rechten Winkel, ein Bäumchen hervor, das aus einem körnigen Faden besteht, das denselben Bau wie die Faser aufweist, d. h. weder Knötchen noch Verdickungen besitzt. Die Grösse dieser Bäumchen zusammen mit seinen Ästen beträgt 2 μ bis 4 μ; die Dicke der Zweige 0,02 μ, die Dicke der Körner 0,01 μ.

f. Weiterhin gibt es Endigungen der markhaltigen Fasern in Form von Knospen oder Knötchen (Fig. 7. a, m, n). Von den Fasern gehen dünne, kurze Stengel aus, die 0,2 μ bis 0,5 μ dick sind und auch eine kleine Ranviersche Einschnürung besitzen. Auf diesen Stengeln befanden sich, der Gefässwand anliegend, Knospen von ovaler Form. Die Grösse derselben schwankte zwischen 4 μ bis 5 μ Länge und 2 μ bis 3 μ Dicke. Zuweilen unterbrachen solche Knospen den Verlauf derartiger Fasern und stellten grosse Verbreiterungen von ovaler Form dar (Fig. 7, n). In der Mehrzahl der Fälle sassen jedoch diese Knospen auf einem sehr kurzen Stiel (Fig. 7, m). Der letztere ist immer bedeutend intensiver gefärbt als die Faser und die Knospe, zu denen er gehört.

b. Ausser den sechs angeführten Arten von Endigungen, die zweifellos zu markhaltigen Fasern in Beziehung stehen, finden sich in der Gefässwand noch andere Endapparate, deren Zugehörigkeit zu markhaltigen oder auch zu Remakschen Fasern schwer zu bestimmen ist.

a. Hierher gehören z. B. netzförmige Gebilde, an denen man einen distalen und proximalen Teil unterscheiden kann. Der proximale Teil besteht aus einem Nervenfaden von 0,2 μ bis 0,3 μ Durchmesser, dessen Verlauf von bläschenförmigen, ovalen und kugeligen Auftreibungen (Fig. 14, m) unterbrochen wird; die Maße der letzteren schwanken zwischen 1 μ und 3 μ bis 5 μ. Sie

sind auf 4 μ bis 7 μ voneinander entfernt und besitzen gut gefärbte, scharfe Konturen und ein helles Zentrum, sodass sie sphärisch erscheinen. Solch ein Aussehen haben die grossen Bläschen: die kleineren zeigen kein solches Zentrum und sind mehr oder weniger flach. Der Faden des proximalen Teiles spaltet sich stellenweise in zwei Teile, vereinigt sich in einiger Entfernung jedoch aufs neue; gewöhnlich beginnt seine Zerteilung in zwei Fäden bei irgend einer bläschenförmigen Auftreibung: die Vereinigung beider Fäden in einen findet ebenfalls immer in einer derartigen Auftreibung statt. Zwischen den auseinanderweichenden Teilfäden findet sich zuweilen eine kolloide, strukturlose Masse welche sich in Methylenblau leicht blau färbt (Fig. 14, t). Eine Markscheide, Kerne oder eine Schwannsche Scheide sind in diesem Teil des Gebildes nicht zu sehen. Denselben Charakter bewahrt auch teilweise der distale Teil des beschriebenen Endapparates. Wir finden hier dieselben bläschenförmigen Verdickungen mit scharfen Konturen und hellem Zentrum vor, die auf den Nervenfäden aufgereiht sind. Ebenso sehen wir hier die Teilung der Fasern in Äste, die aus der bläschenförmigen Auftreibung oder in deren Nähe hervortreten. Auch hier kann der Raum zwischen den Fasern von einer kolloiden Masse ausgefüllt sein. Der distale Teil unterscheidet sich nun vom proximalen Teil dadurch, dass die Fasern sich nicht einmal, sondern mehrmals teilen und wieder vereinigen, wodurch ein regelrechtes Netz entsteht. Ausserdem gehen in diesem distalen Teil von den Fäden sehr dünne, kleine Ausläufer aus, die bei einem solchen Bau wie die Fäden haben und im Innern der Maschen endigen. Den proximalen Teil kann man zuweilen auf einer 2 bis 3 cm langen Strecke verfolgen, ohne dass er in eine netzförmige Endigung ausläuft. Das Gebiet des distalen Teiles beträgt 15 bis 20 mm.

b. Zur Zahl der Endigungen von unbekanntem Ursprung muss man auch die tiefliegenden Netze der Muscularis rechnen, deren Beschreibung wir weiter unten folgen lassen (Fig. 5, t).

III.

Die oben beschriebenen Elemente des Nervensystems verteilten sich in der Gefässwand entweder in Form von einzelnen Fäden oder zu Bündeln vereinigt; hierbei bildeten sie Netze und

Geflechte, indem sie sich untereinander vereinigten oder kreuzten. Im Allgemeinen konnte man feststellen, dass in den kleinen Gefässen die einzelnen Fäden vorherrschten und nur selten Netze anzutreffen waren: in den dicken Gefässen waren im Gegenteil selten einzelne Fasern anzutreffen, hingegen häufiger Bündel und beständig Netze. Zuweilen wurden jedoch Abweichungen von dieser Regel beobachtet.

Gewöhnlich konnte man in einem Nervenbündel, das in den oberflächlichen Schichten der Gefässe lag, mehrere verschieden artige Elemente antreffen und zwar:

a. Markhaltige Fasern mit deutlich ausgeprägten Schnürringen;

b. Marklose Remaksche Fasern;

c. Nackte Achsenzylinder unbekannten Ursprungs.

In anderen Fällen beständen diese Bündeln nur aus zwei Formen der angeführten Fasern, entweder aus markhaltigen und Remakschen Fasern oder aus markhaltigen Fasern mit nackten Achsenzylindern oder endlich aus Remakschen Fasern und nackten Achsenzylindern.

Endlich waren diese Bündel auch nur aus gleichartigen Fasern zusammengestellt und zwar entweder nur aus markhaltigen oder nur aus marklosen Remakschen Fasern oder endlich nur aus nackten Achsenzylindern.

Bezüglich der Netzbildung kann man als allgemeine Regel aufstellen, dass die Netze, die tief in der Gefässwand liegen, schmale Maschen haben, deren Fäden sehr dünn sind und grösstenteils aus einzelnen Fasern bestehen, während die oberflächlichen Netze, sich durch breite Maschen auszeichnen, deren Fäden aus Bündeln bestehen. Diejenigen Fasern, die die Fäden der tiefliegenden Netze bilden, unterscheiden sich, wie aus dem weiter unten Folgenden ersichtlich ist, in ihrem äusseren Aussehen von denjenigen der oberflächlichen Schichten. So ist es, bei einiger Aufmerksamkeit, nicht besonders schwer die vasomotorischen Elemente, die den verschiedenen Schichten der Gefässwände angehören, voneinander zu unterscheiden.

In den dicken Gefässen mit einem Durchmesser von 2—3 mm, Arterien sowohl als Venen, können wir vier Netze unterscheiden. In den dünnen Gefässen ist die Zahl dieser Nervennetze viel geringer.

Wir besprechen nunmehr das genauere Verhalten der beschriebenen Nerven und Nervenendigungen in den einzelnen Schichten der stärkeren Gefässe, und zwar A, im perivaskulären Gewebe, B, in den oberflächlichen Schichten der Adventitia, C, in den tieferen Schichten derselben und endlich D, in der Muscularis.

A.

a) In den oberflächlichsten, lockeren Teilen des perivaskulären Gewebes finden wir Nervenstämmchen, die aus markhaltigen und Remakschen Fasern bestehen und um das Gefäss herum sich anastomosierende Äste zusenden, so dass ein feines aus einzelnen Fasern bestehendes perivaskuläres Netz entsteht.

b) Zuweilen liegen in demselben perivaskulären Gewebe, jedoch näher der Gefässwand, breite geschlängelt laufende Bündel, markhaltiger und Remakscher Fasern, die durch Austausch einzelner Fasern ein breitmaschiges Geflecht bilden. Diese breitmaschigen Netzfasern gehen nach den distalen Partien des betreffenden Gefässes in nackte Achsenzylinder über, welche in die äusseren Gefässschichten selbst eindringen und vielleicht auch noch in die tieferen Schichten sich erstrecken.

B.

In den oberflächlichen Schichten der Adventitia finden wir mehrere Arten von Nervengebilden.

a) Verlaufen hier, und zwar meist bei dünneren Gefässen (0,5—2 mm) einzelne marklose Fasern, die mit anderen gleichartigen Fasern ein unbeständiges Geflecht mit ungleichmässigen Maschen bilden.

b) Sehen wir hier myeline Fasern, und zwar grösstenteils vereinzelte, zuweilen jedoch auch in lose zusammengefügten Bündeln. Diese myelinen Fasern haben immer eine Begleitfaser und zwar sowohl in Gestalt einer sehr dünnen Faser (11, b.), die mit oralen oder spindelförmigen Plättchen versehen ist; oder in Form eines nackten, mit kleinen Körnchen besetzten Achsenzylinders (8, n. 10, m.), oder einer Remakschen Faser, die sich in perimäre Fibrillen zerteilt und ihren eigenen Kern, wie in einem Korbe trägt. Derartige Fasern sehen wir grösstenteils in Gefässen von 3—5 mm Durchmesser.

c) In denselben oberflächlichen Schichten der Adventitia. nur an anderen Stellen der Gefässe, begegnen wir Remakschen Fasern, die mit gleichartigen oder mit markhaltigen Fasern Bündel bilden, welche geflechtartig das betreffende Gefäss umspinnen. Die Maschen dieses Geflechtes sind so weit, dass man bei 60—100 maliger Vergrösserung kaum mehr einen einzigen Kreuzungspunkt im Gesichtsfelde hat.

d) In diesen selben adventitiellen Schichten finden wir die oben beschriebenen Endapparate der Nervenfasern: Trauerbirkenformen, Kometenschweif-, Pinsel- und Besenformen, ferner denjenigen Endigungen, welche wir mit Epheuranken und mit aufgedrehten Schnurenden verglichen haben, endlich die auf kurzen Stielen sitzenden Knospen und die terminalen Netze, die von Fäden mit bläschenförmigen Vakuolen gebildet werden.

In denselben Schichten des äusseren Teiles der Gefässwand liegen die vasa vasorum (Fig. 13, a) in Form kleiner Gefässbündel, in deren Innern oder an deren Rande die nervösen Begleiter dieser Gefässchen, in Form von nackten Achsenzylindern, verlaufen (Fig. 13, b).

Der allgemeine Eindruck der Innervation der oberflächlichen Schichten der Adventitia ist der, dass die Nervenelemente hier sehr breit verteilt liegen. Bei Netz- bezw. Geflechtbildungen sind die Maschen gestreckt und sehr weit (s. das vorhin bemerkte), so dass in ihnen die erwähnten Endapparate vollauf Platz haben.

C.

In den tiefen Schichten der Adventitia der Gefässe, des in Rede stehenden Kalibers (3—5 mm) liegt ein Nervennetz mit weit engeren Maschen, so dass man bei 125 facher Vergrösserung 10—15 Netzknoten im Gesichtsfelde überblicken kann. An den Knotenpunkten treffen wir die beschriebenen protoplasmatischen oder kolloiden Massen.

Zuweilen erkennt man an diesen Knotenpunkten sehr deutlich eine Durchkreuzung mehrerer Fasern (Fig. 3, t). Wegen des weiteren Details der Struktur dieser Netze verweise ich auf das früher gesagte, insbesondere auch bezüglich der hier anzutreffenden Kerne.

D.

In der Muskularis der Gefässe von 2—5 mm, begegnen wir zwei Nervennetzen, von denen eines oberflächlich (Fig. 3, 4), das andere tiefer gelegen ist (Fig. 5, t).

a) Das oberflächliche Netz besteht aus noch engeren Maschen, als sie in beiden Netzen der äusseren Gefässschicht vorhanden sind. Die Fäden der Maschen werden von dünnen nackten Fasern gebildet, deren Durchmesser 0,1 μ bis 0,03 μ beträgt. Sie sind mit feinen Körnern übersät, haben aber stellenweise kugelförmige oder ovale Auftreibungen. Sie bilden teils kompakte, teils lockere Bündel von 0,3 μ bis 0,5 μ Dicke; stellenweise verlaufen sie jedoch als isolierte Fäden. In den Bündeln trifft man Kerne. In den festen Bündeln kann man natürlich die Richtung der einzelnen Fäden schwer feststellen, in den lockeren Bündeln hingegen kann man sich aber, da jede einzelne Faser deutlich zu unterscheiden ist, von ihrem Verlaufe Rechenschaft ablegen, und man stellt fest, dass die Fasern, die die Netzfäden bilden, nicht in den Knotenpunkten unterbrochen werden, sondern, sich mit anderen durchkreuzend, in den Maschenfäden weiterziehen. so dass es sich, streng genommen, nicht um eine Netz- sondern um eine Geflechtsbildung handelt.

In den Maschenräumen trifft man nun auch kürzere isoliert verlaufende Fasern, die die vorhin beschriebenen Körner, kugeligen Auftreibungen oder Plättchen zeigen. In Anbetracht dessen, dass diese einzelnen Fäden nur einen kurzen Verlauf haben und sich im Innern der Maschen verlieren, könnte man sie für die letzten Endigungen der Netzfasern halten.

Die Fasern, die die Fäden dieses Netzes (Geflechtes) bilden, müssen als nackte Achsenzylinder angesehen werden, die nur hier und da von einer strukturlosen Scheide bekleidet sind. Für das Bestehen einer solchen spricht übrigens nur das Vorhandensein von Kernen, irgend welche genauere Beweise finden wir nicht. Nirgends sieht man auf diesen Fasern einen Markmantel.

b) Das tiefgelegene Netz der Muscularis (Fig. 5, t) unterscheidet sich vom oberflächlichen dadurch, dass die Fäden des ersteren (tiefer gelegenen) einen geringeren Durchmesser haben und keine Kerne zeigen. Auch beim tiefen muskulären Netze

kommen Bündel von Fäden vor, es fehlen hier jedoch die zusammenhaltenden kolloiden Massen. Die meisten Fäden liegen jedoch isoliert und unterscheiden sich von denen des oberflächlichen Netzes noch dadurch, dass die auf die Fäden aufgereihten, länglichen und kugelförmigen Auftreibungen und Plättchen von kleinerem Kaliber und regelmässiger angeordnet sind. Endlich sind die Maschenräumen fast durchweg enger, von schmaler länglicher Form.

IV.

Die Bedeutung der hier beschriebenen Nerven-Elemente lässt sich nur mutmaßen. Eine motorische Funktion kann man nur denjenigen von ihnen zuschreiben, die in der Muskularis gefunden werden und die Muskelfasern umspinnen. Allerdings konnten wir im Gegensatz zu Arnold und anderen ein Eindringen der Nervenfasern in das Innere der glatten Muskelfasern nicht beobachten; vielleicht war die Art der Färbung daran Schuld. Eine derartige Nervenendigung haben jedoch auch mehrere andere Autoren, wie erwähnt, nicht gesehen.

Eine sensible Eigenschaft besitzen, so erscheint uns, diejenigen verschiedenen Arten von Endigungen, die an der äusseren Schicht der Gefässwand liegen.

V.

Uns interessierte, wie eingangs bemerkt, vor allem auch die Frage über die Beziehungen der hier beschriebenen Elemente zu dem einen oder anderen Nervenstamm der hinteren Extremität. Diese Frage hat ihre eigene, kleine Geschichte.

Jegorow kam bezüglich des Ursprungs der vasomotorischen Fasern der Hinterpfoten des Frosches zu dem Schlusse, dass sie ihren Anfang aus dem sympathischen Plexus der Aorta nehmen und bis zum Ende der Zehen in der Gefässscheide der Arteria femoralis und deren Ästen hinabsteigen. Seiner Meinung nach nimmt kein einziger Nervenstamm der hinteren Extremität des Frosches an der Gefässinnervation der Pfote teil.

Im Gegensatz zu dieser Meinung fanden Pflüger und Huizinga, dass die Vasomotoren der hinteren Extremität des Frosches, und zwar die gefässverengernden Fasern der distalen Teile ihren Ursprung aus dem Nervus ischiadicus nehmen. In demselben Nerven befinden sich beim Frosch, nach der Meinung von Huizinga, auch die Gefässdilatotoren der Schwimmhaut.

Zu analogen Schlüssen gelangten für die Säugetiere: Schiff, Brown-Séquard, Ostroumow, Heidenhain, Puelma-Lüschinger, Dsedsûl,

Kendal-Lüschinger, Bowditch and Warren, Dastre-Morat, Laffout-Douders, Bernstein, Gaskell, Gunning, Riegel, Putzeys, Parchanow, Nussbaum, Cl. Bernard, Eulenburg und Landois, Lewaschow, Piotrowsky, Lepine, Stricker, Maximowitsch, Spallita-Consiglio und Saviotti.

Neben diesen Untersuchungen, die die grosse Bedeutung des Nervus ischiadicus für die Gefässinnervation der Pfote bemessen, gibt es Arbeiten, die dem Nervus femoralis einen Anteil an der Versorgung der Gefässe der Pfote mit vasomotorischen Fasern zuschreiben.

So behauptet u. A. Lemaschow, dass der Nervus femoralis Vasomotoren für die Pfote enthalte, nur seien diese Fasern nicht beständig und ihre Zahl nicht gross. Zu demselben Resultat gelangen Morat et Dastre, die der Meinung sind, dass durch den Nervus femoralis zur Pfote hauptsächlich Gefässdilatatoren ziehen. Vorher schon sprachen Schiff und Vulpian dieselbe Meinung aus (nach Lewaschow).

Wir suchten die betreffende Frage zu lösen durch Untersuchungen an Hunden, denen wir vorher entweder den N. ischiadicus oder den N. femoralis durchgeschnitten hatten, und wir kamen zu dem Schlusse, dass der grösste Teil der vasomotorischen Fasern im Nervus ischiadicus verläuft und der Nervus femoralis nur sehr wenige von ihnen enthält.

Den Grund zu dieser Folgerung fanden wir in dem Faktum, dass wir, vier bis fünf Wochen nach der Resektion des Nervus ischiadicus (zu welchem Zeitpunkt die einzelnen Fasern im betreffenden Nerven degeneriert waren) keine markhaltigen Fasern mehr in den Gefässwänden der Pfote fanden. Gleichzeitig verschwanden auch hier verschiedene andere Nervenelemente, wie Remaksche Fasern, Endapparate usw. Andererseits hatte die Durchschneidung des Nervus femoralis (und der zahlreichen Nervenäste, die zusammen mit ihm unter dem Poupart'schen Rande hervortreten) ebenfalls gewisse Veränderungen in den Vasomotoren der Pfote zur Folge, und zwar fanden wir 10 bis 15 Tage nach der Operation eine Zerstörung der einzeln verlaufenden Nervenfasern in der äusseren Schicht der Gefässwand, ohne dass jedoch, die von uns beschriebenen sensiblen, differenzierten Endigungen an dieser Stelle, oder beide Netze der Adventitia gelitten hätten.

Es blieben nach der Durchschneidung des Nervus femoralis auch alle Nervenelemente der Muskularis unverändert.

Wenn wir alles dieses in Betracht ziehen, so scheint es uns, dass der Nervus femoralis nur in beschränktem Maße an

der Innervation der Gefässe der Pfote teilnimmt, indem er zu ihnen einzelne markhaltige Fasern entsendet.

VI.

Schliesslich sollen noch diejenigen Punkte hervorgehoben werden, in welchen sich unsere Darstellung von der der übrigen Autoren unterscheidet und insbesondere die, welche als neue Erwerbe zu bezeichnen wären.

Was die markhaltigen Fasern anbetrifft, so haben wir einige Unregelmässigkeiten ihrer Konturen, ihrer Segmente und Ranvier'schen Einschnürungen erwähnt, worüber wir bei den anderen Autoren nichts finden.

Der von uns beschriebene Bau der Ranvierschen Einschnürung und zwar: die allmähliche Verjüngung der Segmente des Nerven in Form eines Konus beim Übergang in die Einschnürung, die Länge der letzteren, die wallförmige Verdickung ihrer Mitte, die hellen Interwalle, die sie in querer Richtung zerteilten, bilden augenscheinlich eine Eigentümlichkeit der dünneren Nervenfasern und da nun die Vasomotoren ebenfalls zur Zahl der dünnen Nervenfäden gehören, so sind vielleicht, die beschriebenen Besonderheiten der Einschnürungen gerade für die vasomotorischen Fasern charakteristisch.

Bei den anderen Untersuchern, wiederholen wir, begegneten wir keinen besonderen Hinweisen in dieser Hinsicht. Iwanow erwähnt bei der Beschreibung der Nerven der synovialen Häute, dass er Verbreitungen des Segmentes in der Nähe der Ranvierschen Einschnürungen in Form eines umgekehrten Konus gefunden habe (S. l. c. 51, Taf. I, Fig. 1, a.). Dies steht im Gegensatze zu unserm Befunde. Derselbe fand aber, ebenso wie wir, eine Verbreitung der Einschnürung in Form eines Ringes (ebenda, S. 50, Taf. I).

Was die marklosen Fasern anbetrifft, so beschränken sich die Autoren auf eine einfache Erwähnung der Existenz derselben, ohne auf Details einzugehen. Die hier festgehaltene Einteilung in Fasern, die durch eine nicht näher bestimmbare (kolloide oder protoplasmatische) Masse zusammengehalten werden, und in solche, denen diese einhüllenden Massen fehlen, ist, so scheint es uns, neu.

Abweichend von einer Anzahl der bisherigen Autoren. konnten wir uns nicht von dem Vorhandensein von Nervenzellen an den Nerven der Gefässe überzeugen.[1])

Unsere Beschreibungen von Kernen in den Maschenknoten stimmen mit diesbezüglichen Beschreibungen von His, Thoma, Gscheidlen, Ranvier, Arnold und Kassel überein, die in den Knotenpunkten der Nervennetze ovale Kerne sahen.

Was die Netze, die auf der Gefässwand und in derselben liegen, anbetrifft, so weichen wir in unserer Darstellung nur teilweise von den anderen Autoren ab. Allerdings erwähnt keiner der Autoren diejenigen Netze, die im perivaskulären Gewebe liegen. Es ist möglich, dass dies daran liegt, dass in den anderen Organen, die den Autoren als Untersuchungsmaterial dienten, das perivaskuläre Gewebe sehr gering entwickelt ist und infolgedessen alles, was dort lag, von ihnen als äussere Schicht der Gefässwand und nicht als perivaskuläres Gewebe angesehen wurde. Übrigens scheint es, dass Iwanow (S. 51), diese perivaskulären Netze gesehen hat. Einen gleichen Schluss kann man auch aus den Zeichnungen von Dogiel ziehen, die er seiner Arbeit über die Innervation der Gallenblase und der Harnblase beigefügt hat.

Was die Netze der tieferen Teile der äusseren Schicht und der Muskularis abetrifft, so erlaubt uns die geringe Zahl der Beobachtungen in der Literatur nicht, Vergleiche zwischen dem, was wir gefunden und was Andere beschrieben haben, anzustellen. Zweifellos stimmen wir mit den Ansichten von Arnold im Betreff der letzten Endigungen der Fasern dieses Netzes in den einzelnen glatten Muskelfasern nicht überein. Die Bilder in unseren Präparaten gleichen in dieser Beziehung denjenigen, die Timofejew in den Muskelwänden der corpora cavernosa und Agababow in den Muskeln des corpus ciliare gesehen haben; nach ihnen umgibt das intermuskuläre Netz die einzelnen Muskelzellen mit seinen Maschen. Timofejew

[1]) In einem Präparat (von vielen hunderten, die wir aus diesem Grunde durchgesehen haben) sahen wir zwei dreieckige Zellen, mit einem runden hellen Kern und dunklem Kernkörperchen, die den motorischen Zellen, z. B. der Vorderkörner des Rückenmarkes, sehr ähnlich waren; wir können uns jedoch nicht dazu entschliessen, diese zwei zufälligen Zellen der Zahl der nervösen Ganglienelemente zuzuzählen. Vielleicht waren es nur irgendwelche, verstümmelte Formen des Endothels.

behauptet, dass von den Nervenfasern ausserdem noch Bündel von mit Knoten versehenen Fäden abgeht, die mit ihren Knospen auf der Muskelzelle liegen. Da nun in unseren Präparaten die Muskelzellen nicht gefärbt waren, so war es unmöglich diese letzteren Beziehungen zu verfolgen.

Neu sind unsere Befunde der differenzierten verschiedenen Formen an Nervenendigungen (Trauerbirken-, Pinsel-, Epheuranken-, etc. Formen) in den äusseren Schichten der Gefässwandungen. Den von Thoma u. A. beim Menschen gefundenen Pacinischen Körperchen begegneten wir beim Hunde nicht.

Ausdrücklich ist aber hervorzuheben, dass die anderen, von uns beschriebenen Nervenendigungsformen bereits von verschiedenen Autoren an anderen Körperteilen gesehen wurden. So die Endapparate in Form eines Netzes mit bläschenförmigen Auftreibungen von Agababow (im Auge), so die Pinsel- und Strauchformen etc. von Sachs, Golgi, Smirnow und vielen Anderen (in den Sehnen, in den serösen und Synorialhäuten der äusseren Haut und an anderen Stellen), ferner die feinen Endnetze aus varikösen Fäden von Smirnow (in den Froschlungen).

Diese Endapparate haben, nach der Meinung der angeführten Autoren, eine sensible Funktion und wir haben uns für die Gefässe diesem angeschlossen.

Gleichartige differenzierte Endigungen sind, wie erwähnt, in den Wänden von Lymphgefässen schon von Ritmanow gefunden worden. In den Blutgefässen hat sie jedoch bisher noch Niemand beobachtet. Vielleicht stellen diese Endapparate eine spezielle Eigentümlichkeit der peripheren Gefässstämme dar.

Andere sensible Endapparate, wie z. B. Krausesche Kolben, Meissnersche Körper, Pacinische Körper und verschiedene sonstige spezifische Gebilde, die in eine endotheliale Kapsel eingeschlossen sind, haben wir in den Gefässen der Hundepfote nicht beobachten können.

Literaturverzeichnis.

Agababow: Über die Nervenendigungen im Corpus ciliare. Internationale Monatsch. f. Anat. u. Physiol., 1897, Bd. XIV.

Alexander: Bemerkungen über die Nerven der Dura mater. Arch. f. mikroskop. Anat., 1875.

Arnstein: Zur Morphologie der Nervenendigungen. Neurologische Nachrichten, 1894, Bd. II (russisch).

Derselbe: Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 41.

Derselbe: Nervenendigungen in Form eines Strauches. Neurologische Nachrichten, 1893, 23. XII. (russisch).

Arnold: Strickers Gewebelehre, Bd. I, S. 142.

Bethe: Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Arch. f. mikroskop. Anat., 1895, Bd. 44, S. 185.

Beale: Philosophical transactions, 1863, part. II, p. 562.

Derselbe: On the structure of the nervecells of the frog. Roy. soc., Vol. 153, 1864, p. 502.

Derselbe: The nerves of capillary vessels and their probable actions in health and disease. Monthly microscop. journal, VII, p. 21.

Bagles: Vasomoteurs de jambe. Revue de science médic., 1894.

Bernstein: Innervation der Blutgefässe. Zentralblatt f. med. Wiss., 1873.

Bowditch and Warren: Journal of Physiologie, 1886, p. 432.

Bremer: Die Nerven der Capillaren kleinerer Arterien und Venen. Arch. f. mikroskop. Anat., 1882.

Brown-Sequard: Gaz. méd. de Paris, 1856, No. 16—18.

Cataneo: Organes nerveux terminaux muscule-tendineux et leur manière de se comporter après la section des racines nerveuses et des nerfs spinaux. a. Arch. ital. de biologie, T. X, Fasc. 3. b. Jahresbericht f. Anat. u. Physiol., Bd. XVII.

Ciaccio: Jahresbericht f. Anat. u. Physiol., 1891.

Cuccati: Jahresbericht f. Anat. u. Physiol., Bd. XVII.

Claude-Bernard: Comptes-rendus de soc. de biolog., 1854, p. 187.

Dastre-Morat: Recherch. expérim. sur le système vasomot. Paris, 1884, p. 69, 241, 247—259.

Dsedsûl: Militär-medizinisches Journal 1880 (russisch).

Dogiel: Moskauer medizinische Zeitung 1868 (russisch).

Derselbe: Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems. Arch. f. mikroskop. Ant., Bd. 46.

Derselbe: Zur Frage über den Bau der Nervenzelle. Arch. f. mikroskop. Anat., 1892, Bd. 41.

Derselbe: Die Nervenendigungen in der Schleimhaut der äusseren Genitalorgane des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat., 1892, Bd. 41.

Derselbe: Die Nervenendigungen im Lidrande und in der Conjunctiva palpebrarum des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat., 1895, Bd. 44, S. 24.

Dogiel: Histologische Untersuchungen. Die Nerven der Lymphgefässe, Aufzeichnungen der Kaiserlichen Akademie, 1897, V, S. 48, (russisch).

Eulenburg und Landois: Arch. f. pathol. Anat., 1876, S. 497.

Engelmann: Zur Physiologie des Ureters. Pflügers Arch., 1869, S. 252.

Frey: Anatomische Untersuchungen der Gefässnerven der Extremitäten. Du Bois-Reymond. Arch., 1876, S. 662.

Gaskell: Gefässnerven der Froschmuskeln. Jahresbericht f. Physiologie, 1878.

Gimbert: Mémoire sur la structure des artères. Journ. de l'anatom. et physiol., 1865.

Golgi: siehe Pausini.

Goltz: Arch. f. d. gesamte Physiol., 1874, S. 174—197.

Gonjajew: Die Nerven des Nahrungsschlauches. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 1875.

Gscheidlen: Beiträge zur Lehre v. d. Nervenendigungen in d. glatten Muskel. Arch. f. mikroskop. Anat., 1877, XIV, S. 321.

Gunning: Hermanns Jahresbericht f. Phys., 1875.

Hagen-Torn: Materiale zur pathologischen Anatomie der akuten Gelenkentzündung, St. Petersburg 1885, Dissertation. (russisch).

His: Über die Endigungen der Gefässnerven. Virch. Arch., 1863, Bd. XXVIII, S. 427.

Huizinga: Innervation der Gefässe in der Schwimmhaut des Frosches. Arch. f. gesam. Physiologie, 1875, S. 200—207.

Jacques: Note sur l'innervation de la dure-mère. Journ. de l'anatom. et de la physiol., 1895.

Jegorow: Innervation der Blutgefässe beim Frosch. Arch. f. Physiologie, 1892.

Isengrin: Vasomoteurs de la langue. Arch. général., 1886.

Iwanow: Über die Nervenendigungen in den Bindegewebshäuten der Säugetiere. Kosau, 1893 (russisch).

Kalatschewsky: Beiträge zur Histologie d. Leber. Arch. f. mikroskop. Anat., 1876, Bd. 13.

Kessel: Strickers Histologie. S. 853. Das äussere Ohr.

Kendal-Lüschinger: Zur Innervation d. Gefässe. Pflügers Arch., 1876, XIII, S. 201.

Klein: Quart. Journal of microscop. sciences, 1872, p. 113.

Kitmanow, K. A.: Über die Nervenendigungen in den Lymphgefäsen der Säugetiere. Anatom. Anzeiger, 1901, XIX, S. 369.

Kölliker: Handbuch der Gewebelehre, 1889, Bd. I, Aufl. VII, S. 172.

Laffont: Comptes rendus, 1882, p. 865.

Legros: Des nerfs vasomoteurs, 1873.

Lepine: Influence du nerfs sciatique sur la température du membre correspondant. Jahresb. f. Physiol., 1876.

Lewaschew: Der Einfluss des N. cruralis auf das Lumen der Gefässe der unteren Extremität. Botkins Arch., V (russisch).

Derselbe: Pflügers Arch., 1885, S. 397—430.

Lawdowsky: Journal der normalen und pathologischen Histologie, 1877 (russisch).

Lehmann: Über die Nervenendigungen u. d. Vorkommen von mikroskopischen Ganglien in den Gefässwandungen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 1864, Bd. 14, S. 347.

Mayer: Sitzungsbericht der Wiener Akademie, 1872, Bd. 66, III., S. 119.

Morat et Dastre: Des nerfs vasodilatateurs d. membres inferieurs. Arch. d. Physiol., 1883.

Martin: Revue de médecine, 1885.

Maximowitsch: Deutsch. Arch. f. klin. Med., Bd. LVI, S. 440.

Nesterowsky: Über die Nerven d. Leber. Virch. Arch., 1875, Bd. 63, S. 412.

Nussbaum: Arch. f. d. gesamte Physiologie, 1875, S. 374.

Nicoladoni: Untersuchungen über die Nerven aus der Kniegelenkkapsel. Med. Jahrbüch., Wien, 1873, S. 401.

Ostroumow: Pflügers Arch., Bd. XIII, S. 216.

Pausini: Des terminaisons des nerfs sur les tendons des vertebres. Jahresbericht f. Anat. und Physiologie, Bd. 18, S. 111.

Pflüger: Allgemeine Medizinal-Zeitung, 1855, S. 537.

Puelmo-Lüschinger: Arch. f. die gesamte Physiologie, Bd. 55, S. 240.

Putzeys und Tarchanopf: Du Bois-Reymonds Archiv de Physiologie, 1874.

Piotrovsky: Zentralblt. f. Phys., 1892, S. 464.

Derselbe: Arch. f. d. gesamte Physiologie, Bd. 55, S. 240.

Rachmanow, A. J.: Zur Frage der Nervenendigungen in den Gefässen. Anat. Anzeiger, 1901, S. 555.

Ranvier: Traité technique d'histologie, 1889, p. 652, p. 900. Terminaisons des nerfs dans les muscles lisses.

Retzius: Gefässnervenplexus an den Arterien der Choroidea des Kaninchens Die Nerven der Milz und der Niere. Biolog. Untersuchungen, Neue Folge, III., 1892.

Rollett: Sitzungsbericht der Wiener Akademie, 1876.

Ruffani: Sur un nouvel organe nerveux terminal. Arch. italien. de biolog., 1894, p. 249.

Riegel: Arch. f. die gesamte Physiologie, 1871, S. 350.

Sokolowsky: Die Beziehung der Nerven zu den Gefässen. Dissertation. St. Petersburg, 1864 (russisch).

Stricker: Gefässnervenwurzeln d. N. ischiadicus. a. Wien, med. Jahrbücher, 1877. b. Sitzungsbericht der Wiener Akademie, 1876, S. 219.

Sihler und Gad: Über eine leichte und sichere Methode die Nervenendigungen an Muskelfasern und Gefässen nachzuweisen. Du Bois-Reymonds Arch., 1895.

Stilling: siehe Legros.

Spallita: Les vasomoteurs des membres abdominaux. Arch. italien. de Biologie, 1898.

Sachs: Arch. f. Anatomie und Physiologie, 1875.

Smirnow: Sitzungsprotokolle der Naturforschergesellschaft an der Universität Kosau, No. 112 (russisch).

Derselbe: Über die sensiblen Nervenendigungen im Herzen der Amphibien und Säugetiere. Neurologische Nachrichten, 1895 (russisch).

Schiff: Comptes rendus, 1862, T. LX, p. 462.
Saviotti: Arch. f. pathol. Anatomie, 1870, S. 592.
Spalitta-Consiglio: Hermanns Jahresbericht f. Physiologie, 1897, S. 66.
Thoma: Virchows Arch., Bd. 95, S. 335, Anmerkung.
Timofejew: Über die Nervenendigungen in den männlichen Geschlechtsorganen. Dissertation, Kosau, 1896 (russisch).
Tomsa: Die Nerven der Blutgefässe. Zentralbl. f. med. Wissenschaften, 1869.
Tolotschinow: Verhalten der Nerven in der Harnblase des Frosches. Arch. f. med., 1869, S. 510.
Steinberg: Untersuchungen über den Bau der Synovialhäute. St. Petersburg, 1874, Dissertation (russisch).
Vulpiau: Leçons sur l'appareil vasomoteurs. Vol. I, p. 194.
Zuschtschenko: Zur Frage über den Bau der sympathischen Knoten bei Säugetieren und Menschen. Arch. f. mikroskop. Anatomie, 1897, 49.
Zantschitsch: Über die Nerven der Dura mater. St. Petersburg, 1875 (russisch).

Figuren-Erklärung auf Tafel XXIX.

Die Zeichnungen sind entworfen mit dem Abbeschen Zeichenapparat nach Bildern eines Zeissschen Mikroskops Apochromaten 8, 3, 1/12. C.-Oc. 2, 4, 8. 12.

Fig. 1. Netz von Nervenfasern aus den tiefen Schichten der Aventitia. Die Knotenpunkte stellen Verbreiterungen von dreieckiger Form dar (1 : 126).

Fig. 2. Eine Masche des in Figur 1 dargestellten Netzes (1 : 1040). Das Netz wird von Remakschen Fasern gebildet. A) Knotenpunkt, in dem mehrere feine Fasern, die die Maschen dieses Netzes bilden, sich begegnen und schneiden; a) Kerne der Vasomotoren, b) Nervöse Achsenfäden, die stellenweise frei verlaufen, stellenweise sich in einer sie umgebenden Masse verstecken.

Fig. 3. Vasomotorennetz aus den oberflächlichen Schichten der Muscularis. (Arterie von 2 mm). x) In ein festeres Bündel zusammengefügte Fasern. a) Deren Kerne. y) In ein loseres Bündel zusammengefügte Fasern. t) Freie Endigungen der Fasern (1 : 500).

Fig. 4. Vasomotorennetz auf den oberflächlichen Schichten der Muscularis. (Gefäss von 3 mm). a) Von feinen Fasern umsponnene Kerne. (Methylenblau und Alaunkarmin).

Fig. 5. Tiefliegendes vasomotorisches Netz aus der muscularis einer Arterie von 4 mm. A) Schmale, in die Länge gezogene Maschen, die von feinen Fäden gebildet werden; an diesen sieht man zahlreiche kugelförmige Auftreibungen; Kerne fehlen vollständig (1 : 500).

Fig. 6. Nackte Achsenzylinder in der äusseren Gefässschicht. Einige von ihnen sind körnig, andere zeigen kugelförmigen Auftreibungen, die wie auf einen dünnen Faden aufgereiht erscheinen. (1 : 1040).

Fig. 7. Nervengeflecht einer arteriellen Capillare. b) Ranviersche Einschnürungen an markhaltigen Fasern. Einige von ihnen zeigen in der Mitte eine wallförmige Verdickung. n) Knospenförmige

Verdickungen, die auf einer markhaltigen Kollaterale sitzen und gleichzeitig der Gefässwand anliegen. m) Ebensolche Knospen, die auf einem kurzen Stiel sitzen. a) Ebensolche Knospen, die auf einem langen Stiel sitzen, der seinen myelinen Mantel behalten hat. x) Ranviersche Einschnürung, die mehrere von einander getrennte Wällen oder kugelförmigen Auftreibungen zeigt. c) Ein Bündel feinster nackter Nervenfäden, die ihren Kern wie mit einem Korbe umgeben (1 : 520).

Fig. 8. Ein Teil des oberflächlichen Geflechts aus der äusseren Schicht. (Adventitia). a) Eine Ranviersche Einschnürung mit einem hellen von Methylenblau nicht gefärbten Teile. b) Eine ebensolche Einschnürung ohne wallförmige Auftreibung. c) Segmente einer markhaltigen Faser von Spindelform. t) Ranviersche Einschnürung mit mehreren getrennten Wällen oder Auftreibungen. n) Drei nackte Achsenzylinder, die mit einer markhaltigen Faser zusammen in einem Bündel verlaufen. m) Eine körnige Remaksche Faser. D) Colloide einschliessende Massen, in welche die Fasern eingebettet sind.

Fig. 9. Endapparat einer markhaltigen Faser in Form eines Kometenschweifes oder eines Besens. (1 : 1040). b) Markhaltige Faser mit zwei Einschnürungen. c) Körner und Plättchen, die auf den Strahlen des Kometen sitzen. a) Anastomosen dieser Strahlen untereinander, wodurch der ganze Besen das Aussehen eines Netzes gewinnt.

Fig. 10. c) Myelinfaser. d) Collaterolen derselben, welche, nachdem sie ihre Myelinscheide sehr bald verloren haben, sich mehrmals teilen. Diese Collaterolen werden in weiterem Verlauf zu einem Endapparat ähnlich dem Zweige einer Trauerbirke. Feinste Fäserchen dieses Endapparats (s) tragen kleine Körner und Plättchen von dreieckiger und viereckiger Form. m) Nackte Achsenzylinder welche die Myelinfaser begleiten. b) Ranviersche Umschnürung von welcher die Collaterolen abgehen (1 : 1040).

Fig. 11. Isoliert liegende Nervenfasern aus den oberflächlichsten Schichten der Adventitia, welche kein Geflecht bilden. a) Myelinfaser mit Ranvierschen Umschnürungen. b) Plättchen und Knötchen der Endfasern, welche die Myelinfasern begleiten.

Fig. 12. a) Marklose Fasern aus den obersten Schichten der Adventitia. c) Kerne (1 : 1040).

Fig. 13. a) Vasa Vasorum einer Arterie von 3 mm. a) Feinste nackte Achsenzylinder, welche die Vasa Vasorum begleiten. (1 : 1040).

Fig. 14. Proximaler Teil des Endapparates einer Nervenfaser aus der Adventitia. m) Variköse Auftreibungen der Faser in Form von Bläschen und Plättchen. t) Colloidmasse welche die Räume zwischen gespaltenen Fasern ausfüllt.

Fig. 15. Endapparat einer Markfaser.

Fig. 16. Endapparat einer Markfaser, welcher an die Form eines Epheu-Zweiges erinnert.



Über Bau und Sekretion der Drüsen der Froschhaut; zugleich ein Beitrag zur Plasmosomen-Granulalehre.

Von

Professor Dr. J. **Arnold** in Heidelberg.

Hierzu Tafel XXX.

Die Morphologie und Biologie dieser Drüsen haben neuestens durch Gaupp (Anatomie des Frosches) eine eingehende Darstellung erfahren. Ich darf mich deshalb mit dem Hinweis begnügen, dass die vielfach erörterte Frage, ob in der Froschhaut nur eine oder mehrere Arten von Drüsen vorkommen, auch heute noch nicht endgiltig festgestellt ist. Zwar stimmt die Mehrzahl der Beobachter darin überein, dass den Drüsen verschiedene Funktionen zukommen und dass man mit Rücksicht darauf Schleim- und Körnerdrüsen unterscheiden müsse. Es werden aber beide Arten vielfach als Modifikationen eines und desselben Typus angesehen: allerdings soll beim einzelnen Tiere niemals die eine in die andere Form sich umwandeln. niemals aus einer Schleimzelle eine Giftzelle werden. Dagegen sind bei Tritonen gemischte Typen beschrieben worden, bei denen innerhalb des gleichen Drüsenbläschens Schleimzellen und Giftzellen nebeneinander vorkommen (Heidenhain-Nicoglu). Junius spricht sich dahin aus, dass es in der Haut des Frosches und wahrscheinlich aller Amphibien nur eine einzige Art von Drüsen gebe und die von den Autoren beschriebenen Arten als Jugend- und Altersformen der einen Drüsenart anzusehen seien.

Diese auf den ersten Blick sehr auffallende Divergenz der Anschauungen findet, wie ich in den nachfolgenden Zeilen hoffe darlegen zu können, zum Teil wenigstens ihre Erklärung in der Tatsache, dass über die Beschaffenheit der Sekrete dieser Drüsen nur bei Anwendung bestimmter Konservierungsmittel und bestimmter Tinktionsmethoden ein Aufschluss zu erwarten ist. Flemmingsche Flüssigkeit wandelt das Sekret der Körnerdrüsen

in blasige und fädige Massen um, während es an Formol- und Sublimatpräparaten aus scharf differenzierten Körnern zusammengesetzt erscheint. Für den Mucinnachweis ist nach meinen Erfahrungen die Anwendung des Mucikarmins nicht zu entbehren, weil, wie schon Heidenhain-Nicoglu hervorheben, an mit Thioningefärbten Präparaten die Metachromasie nicht konstant und nicht dauerhaft ist. Talke spricht von einer purpurnen bis blauen Färbung der Zellen und des Sekretes. Die aus solchen Erfahrungen sich ergebende Mahnung, niemals mit der Anwendung eines Konservierungs- und Tinktionsverfahrens sich zu begnügen, habe ich auch bei diesen Untersuchungen befolgt. Ausser der Härtung in Formaldehyd (10 %) und Sublimat-Kochsalzlösung habe ich mich auch der Flemmingschen Flüssigkeit bedient. Von Tinktionsmethoden sind unentbehrlich das Eisenhämatoxylinverfahren (Heidenhain und Sobotta), Färbung nach Heidenhain-Biondi, Pianese und van Gieson; ausserdem verwandte ich polychromes Methylenblau und die Weigertsche Fibrinmethode in ihren verschiedenen Modifikationen. Die Vorteile dieser verschiedenen Methoden ergeben sich aus den nachfolgenden Darstellungen; es sei deshalb an dieser Stelle nur noch hervorgehoben, dass für das Studium nicht nur der Sekrete sondern auch der Granula und mancher Strukturverhältnisse des Cytoplasmas Formol- und insbesondere Sublimatpräparate unentbehrlich sind, während in Flemmingscher Lösung konservierte Objekte besonders zur Feststellung der Kernstrukturen sich eignen.

Die meisten Autoren unterscheiden zurzeit Schleim- und Körner- oder Giftdrüsen, Heidenhain und Nicoglu ausserdem noch eine gemischte Form, bei welcher innerhalb der gleichen Drüse Schleimzellen neben Giftzellen vorkommen sollen. Beim Frosch habe ich diesen Typus nicht auffinden können.

Schleimdrüsen.

In ruhendem Zustande erscheinen die Schleimdrüsen als kleine mit einem kubischen Epithel ausgekleidete Bläschen. Am Grund dieses ist das Epithel einfach; zwar erhält man nicht selten Bilder einer mehrfachen Schichtung, welche aber wohl auf die Richtung, in welcher die Drüsen von dem Schnitt getroffen worden sind, zurückgeführt werden müssen. Dagegen nehmen

sehr häufig die Epithelien an dieser Stelle eine pallissadenförmige oder zylindrische Gestalt an und sind so dicht gelagert, dass sie infolge ihrer gegenseitigen Lagerung die verschiedensten Formen annehmen. Im Halsteil sind die Zellen mehr dachziegelförmig übereinander geschoben. Das Cytoplasma der ruhenden Zelle ist fein granuliert und enthält helle bläschenförmige Kerne.

An diesen kleinen Bläschen lassen sich sehr häufig die Anfangsstadien der mucinen Metamorphose nachweisen, namentlich an mit Mucikarmin gefärbten Sublimatpräparaten (Tafel XXX, Fig. 1). Zuerst treten über dem Kern, d. h. zwischen dem freien Rand und diesem einzelne ganz feine rote Granula auf, die bei ihrer Zunahme zu einem rötlich gefärbten Fleck an dieser Stelle des Cytoplasmas sich gestalten; in diesem sind nur bei Anwendung stärkster Vergrösserung feine Granula nachzuweisen. Diese Umwandlung schreitet zunächst unter Volumenzunahme der Zelle in Höhe und Breite gegen den freien Rand dieser fort. Der ganze über dem Kern gelegene Teil der Zelle erscheint rot gefärbt und fein granuliert. Später gehen auch die neben dem Kern und unterhalb dieses gelegenen Teile des Cytoplasma die gleichen Veränderungen ein. Die Zellen erscheinen dann als breite hohe weit in das Lumen vortretende Zylinder, deren Granula in Bezug auf Zahl, Grösse und Intensität der Farbe innerhalb gewisser Grenzen einem Wechsel unterworfen sind (Tafel XXX, Fig. 2). Die zuweilen vorkommende Färbung der Zwischensubstanz mag auf eine Imbibition mit gelöstem Schleim beruhen. Es wurde oben erwähnt, dass die ruhenden Zellen helle bläschenförmige Kerne enthalten. Bei beginnender Mucinmetamorphose werden die Kerne grösser und färben sich intensiver, so dass die Kernkörperchen nicht mehr nachweisbar sind; später nehmen sie wieder an Umfang ab und zuweilen eine mehr verästigte Gestalt an, während die Kernsubstanz sich ganz dunkel färbt. Kittlinien sind bei diesen Mucikarmin-Sublimatpräparaten nicht nachweisbar, im Gegenteil, die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen lassen sich oft sehr schwer erkennen.

Die Mucinmetamorphose setzt gewöhnlich in den Zellen am Grund des Drüsenbläschens ein; nach und nach können aber sämtliche Zellen diese Umwandlung eingehen, ausgenommen diejenigen des Drüsenhalses, welche in ihrer dachziegelförmigen

Anordnung scharf gegen die benachbarten Schleimzellen sich absetzen (Fig. 2).

Zwischen den Schleimzellen trifft man zuweilen einzelne Zellen mit helleren über dem Kern gelegenen Partien, welche aber eine Mucinreaktion nicht erkennen lassen (Fig. 1). Ob es sich um eine frühe Phase der Mucinsekretion oder um seröse Zellen handelt, muss ich unentschieden lassen.

Die Schleimdrüsen enthalten im Lumen eine streifige oder netzförmige, zuweilen körnige Masse, die sich mit Mucikarmin gleichfalls mehr oder weniger intensiv färbt. In vielen dieser Inhaltsmassen fehlen Mucingranula überhaupt, in anderen sind sie vereinzelt oder in grösserer Menge enthalten. Namentlich in den von den freien Zellrändern zu den Ausführungsgängen sich erstreckenden Zügen von Schleim pflegen sie nächst der Zelle am zahlreichsten zu sein, so dass die Zellgrenzen infolge dessen undeutlich werden, während die Granula gegen den Hals allmählich verschwinden oder nur noch vereinzelt vorkommen. Man muss aber bei der Beurteilung solcher Befunde sehr vorsichtig sein, weil binnenzellige Granula durch die Präparation aus der Zelle nach dem Lumen durch die Präparation verschoben werden können. Eine weitere Quelle der Täuschung sind Tangentialschnitte.

Bei der Behandlung der Sublimatpräparate nach der Eisenhämatoxylinmethode und nachträglicher Färbung mit Erythrosin kommt an den ruhenden Zellen die feine Körnelung viel deutlicher zum Ausdruck als an den Mucikarminpräparaten. Die gefärbten Plasmosomen liegen sehr dicht; in den heller gefärbten, offenbar in den Anfängen der Mucinbereitung sich befindenden Zellen werden sie grösser und ändern zugleich ihren Farbenton. Die grossen sezernierenden Zellen enthalten verschieden grosse gelbliche, braune, rauchgraue bis schwarze Granula in wechselnder Zahl. Die schwarzbraun gefärbten Kerne sind kleiner als in ruhenden Zellen, lassen keine Struktur erkennen und haben eine rundliche oder eckige Form; Reste von Cytoplasma sind nur noch in der Umgebung einzelner Kerne vorhanden, an vielen Zellen konnte ich solche überhaupt nicht mehr erkennen und zwar weder auf dem Durchschnitt noch von der Fläche aus betrachtet. Die Dichtigkeit der Granulierung scheint einigermaßen den einzelnen Phasen der Mucinmetamorphose

zu entsprechen. Doch darf ich nicht unterlassen hervorzuheben, dass an Mucinkarminpräparaten die Granula viel zahlreicher zu sein scheinen, als an Eisenhämatoxylinobjekten; es ist offenbar an diesen nur ein Teil der Granula tingiert. Allerdings darf man nicht vergessen, dass an den ersteren zuweilen auch die Zwischensubstanz sich mitfärbt. Der Inhalt der Schleimdrüsen ist rauchgrau getönt; auch hier enthalten die Schleimmassen vereinzelte Granula.

In gewissen Phasen der Sekretion kann man zwischen den Zellen gelbe bis gelbbraune Grenzlinien nachweisen, welche von oben gesehen, die Zellen vollständig umsäumen.

An manchen Schleimdrüsen konnte ich mich von der Existenz einer Faserzellenschicht überzeugen. Allerdings ist sie manchmal sehr wenig entwickelt und vielfach unterbrochen. Das genauere Verhalten dieser Zellen soll weiter unten ausführlicher geschildert werden. — Nach aussen folgt eine bindegewebige Lage. An vielen Schleimdrüsen kommt bei der Elastinfärbung eine feine zwischen Epithel und Faserzellenschichte gelegene intensiv gefärbte Membran zur Wahrnehmung; sie scheint stellenweise kontinuierlich, stellenweise unterbrochen zu sein und aus feinsten welligen Fäserchen zu bestehen. Da Mucin nach dieser Methode sich gleichfalls etwas färbt, ist Vorsicht bei der Beurteilung dieses Befundes geboten. Immerhin muss man berücksichtigen, dass die Färbung dieses Gebildes eine viel intensivere ist als die des Mucins und dass sich dieses auch an Stellen findet, an welchen kein Mucin produziert wird, am Halsteil der Drüse. An den kleinsten Schleimdrüschen sowie an Körnerdrüsen habe ich diese Membran, welche demnach doch wohl als eine elastische gedeutet werden darf, vermisst.

Bei der Färbung der Sublimatpräparate nach van Gieson, Pianese etc. ist an ruhenden Zellen eine dichte und sehr feine Körnelung wahrzunehmen. In sezernierenden Zellen wird die Architektur in der Art verändert, dass helle Maschenräume von roten Bälkchen eingesäumt werden. Je grösser entsprechend den verschiedenen Phasen der Sekretion die ersteren um so schmäler erscheinen die letzteren. Von dem feinkörnigen zu diesem maschigen Aussehen des Cytoplasmas finden sich alle Übergänge. Während die schmaleren Bälkchen ein homogenes Aussehen haben, lassen sich in den breiteren feine Körnchen

wahrnehmen, ja manche scheinen aus solchen zusammengesetzt zu sein.

Im wesentlichen die gleichen Befunde ergeben sich bezüglich der Schleimzellen an Formolpräparaten, wenn sie mit Eisenhämatoxylin-Erythrosin gefärbt wurden; nur sind die Granula, ebenso die Grenzsäume mehr schwarz, der schleimige Inhalt der Drüsen rauchgrau gefärbt (Tafel XXX, Fig. 3). Bei Thioninfärbung etc. enthalten die Zellen dichte blaue Granula ohne Metachromasie.

Wie oben hervorgehoben sind für das Studium der Struktur sehr wichtig die in Flemmingscher Flüssigkeit konservierten Objekte namentlich bei Färbung nach der Eisenhämatoxylinmethode. Die ruhenden Zellen enthalten ein feingekörntes Cytoplasma und bläschenförmige mehrere Karyosomen führende Kerne. Bei Eintritt der Sekretion wird der Bau mehr maschig, indem gefärbte Bälkchen helle Räume begrenzen. Sehr instruktiv sind die Übergänge von der feingranulierten zur maschigen Architektur. Im selben Verhältnis werden aus den bläschenförmigen Kernen dunkle intensiv sich färbende Gebilde. In der am meisten entwickelten Phase der Sekretion konnte ich in der Umgebung der Kerne kein Cytoplasma mehr nachweisen. Die Maschen enthalten eine lichte Substanz, welche keine gefärbten Granula führt, dagegen sind feinste Körnchen in den Bälkchen wenigstens in gewissen Phasen der Sekretion zu erkennen. Die Grenzsäume der Zellen erscheinen als schwarze Linien. Der Inhalt der Drüsen ist bald fädig, bald körnig und scheint zuweilen Kern- und Zellrudimente zu führen. Bei der Färbung nach Pianese treten die Spongiosabälkchen und die in ihnen eingelagerten Plasmosomen sehr deutlich hervor; ausserdem kommen sehr interessante Übergangsformen vom granulären zum maschigen Bau des Cytoplasmas zur Wahrnehmung. In den gleichen Drüsenbläschen trifft man Zellen mit feingranuliertem und schwachgefärbtem Cytoplasma neben solchen, deren Plasmosomen intensiver gefärbt und in der Umwandlung in grössere Granula begriffen sind, dazwischen Zellen von wabiger Architektur mit bald spärlichen bald zahlreicheren Plasmosomen in den Bälkchen.

Welche morphologischen Veränderungen konnten in den Epithelien der Schleimdrüsen der Froschhaut nachgewiesen und

dürfen diese zu den Sekretionsvorgängen in Beziehung gebracht werden?

Was die morphologischen Verhältnisse anbelangt, so ist zunächst zu betonen, dass diejenigen Epithelien, welche wir als in ruhendem Zustande befindliche anzusehen wohl berechtigt sind, einen bläschenförmigen mit einem oder mehreren Kernkörperchen ausgestatteten Kern und ein feinkörniges mit Farbstoffen sich mässig färbendes Cytoplasma besitzen, deren Plasmosomen nur mit starken Vergrösserungen wahrgenommen werden können.

Die erste Metamorphose, welche bei beginnender Schleimsekretion kenntlich wird, stellt sich als eine Aufhellung des über dem Kern d. h. zwischen diesem und dem freien Rand der Zelle gelegenen Cytoplasmas dar. An Sublimatpräparaten färbt sich diese Stelle bei Anwendung von Mucikarmin rot und es lassen sich bald spärliche bald zahlreichere rote Granula daselbst nachweisen. Wurden die Objekte in Flemmingscher Flüssigkeit konserviert, so zeigte das Cytoplasma dem hellen Bezirk entsprechend einen maschigen Bau, indem schmale Cytoplasmabälkchen helle Räume einschlossen.

Im weiteren Verlauf schreitet diese Umwandlung gegen den freien Rand, später zu beiden Seiten des Kerns bis zur Basis fort, bis schliesslich die ganze Zelle der Metamorphose verfallen ist In dieser Phase, erscheint dann die ganze Zelle, welche an Höhe und Breite zugenommen hat und als ein breiter und hoher Zylinder sich darstellt, an Sublimat-Mucikarminpräparaten dicht mit roten Granula erfüllt. Die Granulierung, welche man an Sublimat- und Formolpräparaten bei der Eisenhämatoxylinfärbung erhält, ist eine weniger dichte. Es ist diese Verschiedenheit des Bildes allerdings zum Teil eine nur scheinbare, weil bei Mucikarminpräparaten auch die Zwischensubstanz sich zuweilen färbt. Es genügt aber dieses Verhalten nicht die in Rede stehende Verschiedenheit der Granulierung zu erklären; vielmehr muss man meines Erachtens annehmen, dass ein Teil der Granula, welche sich mit Mucikarmin färben, gegen Eisenhämatoxylin sich refraktär verhalten oder dass die mit Eisenhämatoxylin sich tingierenden Gebilde andere Granulaarten sind, jedenfalls muss auf eine verschiedene physikalische bezw. chemische Beschaffenheit beider geschlossen werden. Selbstverständlich

dürfen in dieser Hinsicht nur Zellen verglichen werden, welche in annähernd gleichen Phasen der mucinen Metamorphose sich befinden.

Während an Flemmingpräparaten von den bisher geschilderten Granula nichts nachzuweisen ist, findet man an ihnen, sowie an Sublimat- und Formolpräparaten bei der Tinktion nach van Gieson, Pianese etc. feinste Granula in den Balken, welche die Maschen einsäumen. Bald sind sie zahlreicher, so dass die Bälkchen aus ihnen sich aufzubauen scheinen, bald spärlicher, oder sie fehlen ganz, so dass die Bälkchen als mehr homogene Gebilde sich darstellen. Die Bilder sind denjenigen sehr ähnlich, welche man bei supravitaler Neutralrotfärbung, sowie bei Jodkali-eosinbehandlung an den Wimperzellen der Zunge erhält und von mir ausführlich beschrieben wurden.[1])

Betreffs der Kerne wurde festgestellt, dass sie bei Beginn der Mucinmetamorphose grösser werden und dunkler sich zu färben beginnen. Später wandeln sie sich in intensiv sich tingierende kleinere manchmal unregelmässig geformte Gebilde, welche endlich ganz basal gelagert sind, um. Cytoplasma konnte im Anfang noch in ihrer Umgebung nachgewiesen werden, später nicht mehr.

Im Beginn der Sekretion findet man innerhalb der gleichen Drüse Zellen in den verschiedensten Phasen der Mucinmetamorphose. Hat die Sekretion ihren Höhepunkt erreicht, so erscheinen alle Zellen, die im Hals der Drüse ausgenommen, als granulierte Gebilde, welche gegen die letzteren sich scharf absetzen.

Mittels der oben genannten Methoden, der Mucikarminfärbung insbesondere, lässt sich an Formol und Sublimat — nicht an Flemmingpräparaten — innerhalb der Drüsen ein Sekret nachweisen, welches die gleiche Farbenreaktion zeigt wie die Mucingranula. Dasselbe ist gewöhnlich fädig, seltener netzförmig und enthält Granula in bald geringer bald grösserer Zahl; andersmal fehlen diese ganz. Es wurde oben auf die Fehlerquellen hingewiesen, welche in dieser Hinsicht berücksichtigt werden müssen, und erörtert, weshalb auch nach Ausschluss dieser das Vorkommen von Mucingranula in dem Sekret anzunehmen sei. Der Befund von Mucingranula in den vom freien Rand der Zelle

[1]) Granulafärbung lebender Gewebe l. c.

zum Hals der Drüse sich erstreckenden Zügen von Schleim und deren Anordnung verdienen in dieser Hinsicht Berücksichtigung.

Über die Bereitung des Sekretes darf man sich wohl auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen, die Vorstellung machen, dass ein Teil der Plasmosomen durch Aufnahme und Umsetzung von Stoffen zunächst in Mucingranula umgewandelt werden. Dieser Vorgang erhält seinen Ausdruck in der Grössenzunahme der Plasmosomen und dem Wechsel des tinktoriellen Verhaltens dieser. Die füher kleinen und nur schwach färbbaren Gebilde zeigen gleichzeitig mit ihrer Volumenzunahme eine grössere Affinität für gewisse Farbstoffe und sehr bald eine solche für Mucikarmin insbesondere. — Diese Mucingranula scheinen gewöhnlich schon innerhalb der Zelle gelöst bezw. in Tropfen umgewandelt zu werden. Andererseits muss aus den oben erörterten Gründen auch eine Ausscheidung der Mucingranula und eine Lösung dieser ausserhalb der Zelle als möglich zugegeben werden. — Ich darf nicht unterlassen auf die Übereinstimmung dieser Vorstellungen mit den von Biedermann vertretenen hinzuweisen. Nach meinen eigenen Erfahrungen am lebenden und überlebenden Objekt kann ich den grundlegenden Beobachtungen und bedeutungsvollen Ausführungen dieses Autors nur beipflichten. — Endlich sei noch hervorgehoben, dass bei vitaler und supravitaler Färbung der Haut mit Neutralrot und Methylenblau in den Zellen der Schleimdrüsen eine Granulafärbung zustande kommt.

Noch einige Bemerkungen über Kittlinien. Wie aus den oben mitgeteilten Befunden hervorgeht, fanden sich an vielen Schleimdrüsen zwischen den Zellen gefärbte Grenzsäume. Diese waren schwarz gefärbt an Flemming-Eisenhämatoxylinpräparaten, braun bis rotbraun an Sublimat- und Formolobjekten, welche mit Eisenhämatoxylin-Erythrosin gefärbt waren, rot bei der Tinktion solcher Präparate nach van Gieson oder Pianese. Diese Zeichnungen stellten sich gewöhnlich als feine Grenzlinien dar, welche von der Basis der Zelle zum freien Rande sich erstreckten und diesen meistens erreichten. Von oben gesehen zeigten sich die eckigen den Zellen entsprechenden Felder nach allen Seiten von solchen Grenzlinien begrenzt. Wie bekannt hat Zimmermann in seiner bedeutungsvollen Arbeit hervorgehoben, dass an den Schleimdrüsen des Menschen interzellulare Sekretgänge nicht vorkommen und erblickt in diesem Verhalten einen grundlegen-

den Unterschied gegenüber den serösen Drüsen. Ja wenn seröse Zellen und Schleimzellen in der gleichen Drüse vorkamen, fehlten die Kittlinien zwischen den letzteren, während sie zwischen den ersteren vorhanden waren. Dass es sich bei den oben geschilderten Befunden um Schleimdrüsen gehandelt hat, kann in Anbetracht der Mucinreaktion und ihres sonstigen Verhaltens einem Zweifel nicht unterliegen. Bemerkenswert ist, dass die Kittlinien bei der Färbung der Objekte mit Mucikarmin, Thionin und Methylenblau gar nicht, bei Anwendung von Methoden aber, welche zu ihrer Darstellung geeignet waren auf das gleiche Präparat, an zahlreichen, aber nicht an allen Drüsen zur Wahrnehmung gelangten. Die Deutung, dass es sich bei den einen Drüsen um seröse, bei den anderen um Schleimdrüsen gehandelt habe, ist deshalb nicht zulässig, weil die Mucinreaktion ergab, dass es zweifellos Schleimdrüsen waren. Überhaupt konnte ich mich von der Existenz seröser Drüsen nicht überzeugen; dagegen mögen vereinzelte seröse Zellen in Schleimdrüsen vorkommen. Besonders deutlich waren die Kittlinien in den mittleren Stadien der Sekretbildung, bei starker Füllung der Zellen werden diese schmaler und verschwinden endlich ganz. In Erwägung all dieser Verhältnisse muss ich annehmen, dass in den Schleimdrüsen der Froschhaut Sekretgänge in gewissen Phasen der Sekretion existieren. In dieser Auffassung bestärken mich die Befunde an diesen Drüsen bei der Injektion von Indigkarmin in das Blut des lebenden Frosches; Versuche, wie sie seiner Zeit Zeller im hiesigen pathologischen Institut ausgeführt hat. Es kam bei diesen zu der Abscheidung von Indigkarmin zwischen den Epithelien der Drüsen in der Form von feinen blauen Linien, welche, von oben gesehen, als ein feines Netzwerk sich darstellten; ein Befund, der wohl nur im Sinne der Existenz von Sekretgängen ausgelegt werden kann. Das zweite weitmaschigere und höher gelegene Netz entsprach wohl den Interzellulargängen zwischen den Faserzellen, wie Gaupp meines Erachtens mit Recht vermutet.[1])

[1]) Den Vorgängen der Indigabscheidung in den Interzellularräumen zwischen Endothelien, Epithelien, Drüsen, Muskelzellen etc., wie sie von Thoma, Küttner, Zeller und mir in Virchows Archiv Bd. 64, 65, 66 und 70 etc. beschrieben worden sind, verdienen, wie obiges Beispiel lehrt, bei der Beurteilung der Kittleistenfrage mehr Beachtung, als ihnen bisher zuteil geworden ist.

Bezüglich der regeneratorischen Vorgänge sind folgende Möglichkeiten zu erwägen:

1. Die Zellen gehen als solche überhaupt nicht zu Grunde, sondern der schleimige umgewandelte Teil des Cytoplasmas wird von dem an der Basis gelegenen restierenden Cytoplasma aus ersetzt. Die Annahme, dass alle Zellen nach diesem Typus Schleim produzieren und sich regenerieren, ist mit den oben geschilderten Befunden insofern nicht in Einklang zu bringen, als an vollständig mucinös metamorphosierten Zellen viele Kerne Degenerationserscheinungen darboten und sehr oft den Kern umlagernde Cytoplasmamassen überhaupt nicht mehr nachgewiesen werden konnten. Es soll damit die Möglichkeit dieses Ersatztypus nicht in Abrede gestellt werden. Bei Bufo vulgaris beschreibt Talke becherförmige Gebilde, welche nach Entleerung des Schleimes noch Cytoplasma und gut erhaltene Kerne führten. Beim Frosch habe ich wohl öfters Cytoplasmareste in der Umgebung der Kerne, aber keine typischen Becherzellen wahrgenommen.

2. Es gehen innerhalb der Drüsenbläschen einzelne Zellen auf dem Wege der vollständigen schleimigen Umwandlung zu Grunde, werden aber durch Teilungsvorgänge an persistierenden Zellen ersetzt. Wie oben erwähnt, pflegen an den Drüsenbläschen im Verlauf der Sekretion nach und nach alle Zellen, diejenigen des Halses ausgenommen, die schleimige Umwandlung zu erfahren; die Regeneration müsste also von den letzteren ausgehen. Die meisten Autoren geben an, dass Mitosen in den Schleimdrüsen selten seien. Talke dagegen erwähnt, dass er fast in jedem Schnitt Mitosen gefunden habe und zwar sowohl bei Rana esculenta als auch bei Rana temporaria. Die Jahreszeit soll ohne Einfluss auf die Regeneration sein. Ich selbst habe bei Durchsicht zahlreicher Präparate nur spärliche Mitosen gefunden. Ob Amitose eine Rolle spielt, ist wegen der wenig scharfen Grenzen und der dachziegelförmigen Lagerung der Zellen am Drüsenhals schwer zu entscheiden.

3. Die Drüse wird durch zapfenförmiges Einwachsen vom Oberflächenepithel aus total neugebildet. Eine solche Vorstellung äussert z. B. Junius, welcher beim Frosch keine Anhaltspunkte dafür gefunden haben will, dass innerhalb eines verödeten Drüsenbalges Epithel- und Muskelzellen neu entstehen. In der Tat findet man nicht selten solche zapfenförmige Fortsätze des Epithels.

Sehr schwierig ist die Unterscheidung solcher von kollabirten Drüsen. Berücksichtigung verdienen in dieser Hinsicht die Beobachtungen Tarchettis, welcher am sich regenerierenden Schwanz von Triton solche Einstülpungen beschreibt. Auch auf die Mitteilung von Lina Fano, welche sich gleichfalls auf Triton beziehen, sei an dieser Stelle verwiesen.

Körnerdrüsen.

In dem Zustande der Sekretion zeigen diese Drüsen in Folge der Beschaffenheit ihres Sekretes ein solch charakteristisches Aussehen, dass eine Verwechslung mit Schleimdrüsen undenkbar ist. Allerdings ist Härtung in Formol oder Sublimat Voraussetzung, weil, wie oben erwähnt, an Flemmingpräparaten der Inhalt der Drüsen stark verändert ist. Derselbe besteht an solchen Objekten nicht aus diskreten Körnern, sondern aus blasigen oder mehr fädigen und netzförmigen Massen, die unter Umständen eine gewisse Ähnlichkeit mit Schleim annehmen können. So erklärt sich wohl die Angabe von Junius, dass es wahrscheinlich in der Haut aller Amphibien, sicher in derjenigen des Frosches, nur eine Art von Drüsen gebe. Niemals konnte ich an diesen Drüsen Mucinreaktion beobachten, aber auch sonst sind sie, was z. B. die morphologischen Eigenschaften des Epithels anbelangt, so gebaut, dass an ihrer Eigenart nicht gezweifelt werden kann (Taf. XXX, Fig. 3 u. 4).

An Formol-Eisenhämatoxylin-Erythrosinpräparaten enthalten die Drüsen homogene runde diskrete Körner von wechselnder Grösse, welche schwarzbraun bis braunrot gefärbt sind. Zwischen diesen Körnern findet sich eine rötlich gefärbte fädige und körnige Masse, welche zuweilen die Körner einhüllt. — An der Innenseite der Bläschen haften Zellen, welche sehr wenig scharf begrenzt sind, ein bald mehr granuliertes, bald mehr vacuolisirtes Cytoplasma und häufig mehrere an Karyosomen reiche Kerne besitzen. Sehr oft erheben sich die Zellen, namentlich wenn sie mehrere Kerne enthalten, kugelförmig über die Wand. An den letzteren sind nicht selten Degenerationserscheinungen zu beobachten. Bei der Tinktion von Formolpräparaten nach van Gieson nehmen die Körner eine zwischen gelb und rot wechselnde Farbe an, was auf eine verschiedene

Konstitution derselben schliessen lässt; in einzelnen Zellen kommen kleinere und grössere rote Granula zum Vorschein.

An Sublimatpräparaten enthalten die Körner kleinere Granula. Da ich diese an anderen Präparaten nicht nachweisen konnte, möchte ich vermuten, dass es sich um sogenannte Fällungsgranula handelt.

Auf das Verhalten des Sekretes an Flemmingpräparaten und dessen Veränderung durch diese Mischung wurde bereits aufmerksam gemacht. In den sezernierenden Drüsen erscheinen auch hier die Zellen wenig scharf abgegrenzt. Von oben betrachtet, führen diese 3—4 an Karyosomen reiche Kerne; an Durchschnitten sieht man gewöhnlich nur 2 nahe beisammenliegende Kerne. Das Cytoplasma ist nur in ruhendem Zustande feingekörnt, gewöhnlich grob granuliert oder vakuolisiert. Bei sehr starker Erweiterung der Drüsen stehen die Kerne bezw. die Kerngruppen in sehr grossen Abständen, während in mehr contrahiertem Zustande die Wand mit einem kontinuierlichen Belag ziemlich dichtstehender Zellen besetzt ist. Ob bei dem ersterwähnten Verhalten an eine starke Dehnung der Zellen oder an eine diskontinuierliche Anordnung der Epithelien gedacht werden muss, ist nicht zu entscheiden, weil in diesem Falle Zellgrenzen nicht nachzuweisen sind. Da man auf dem Durchschnitt eine kontinuierliche Cytoplasmamasse an der Wand wahrnehmen kann, dünkt mir die erstere Annahme die wahrscheinlichere. Vermutlich dürfen diese Formen als analog mit den in den Giftdrüsen anderer Amphibien von den Autoren beschriebenen „Riesenzellen" angesehen werden.

Die Vorgänge bei der Sekretbildung in den Giftdrüsen bei Triton haben durch Heidenhain-Nicoglu eine eingehende Darstellung erfahren. Sie beschreiben feinste Körnchen und deren allmählichen Übergang in kleine und grössere Sekretkörner. Es stimmen diese Beobachtungen mit den oben geschilderten überein. Doch scheinen mir die Giftdrüsen des Frosches ein zum Studium weniger günstiges Objekt als diejenigen der Tritonen.

Während die Faserzellenschichte an den Schleimdrüsen der Froschhaut, wie oben erwähnt wurde, meistens mässig entwickelt ist, so dass manche Untersucher von der Existenz dieser sich nicht überzeugen konnten, ist eine solche bei den Giftdrüsen in Folge ihrer stärkeren Ausbildung leicht festzustellen. Diese

Faserzellen erscheinen je nach dem Kontraktionszustande auf der Längssicht bald als längliche, bald als ziemlich breite Gebilde mit einer sehr deutlichen längsstreifigen Zeichnung. Die grossen ovalen Kerne werden von einem lichten Kontur umgeben, an welchen eine ziemlich breite grosse Granula führende Zone sich anschliesst. Gegen die Enden der Fasern nimmt diese eine mehr dreieckige Gestalt an und es macht den Eindruck, als ob die Granula direkt in die Fibrillen übergingen. Meines Wissens tut Leydig zuerst einer solchen die Kerne umgebenden Körnerschichte Erwähnung; von den meisten Autoren wird aber ihr Vorkommen in Abrede gestellt. Es ist mir dies deshalb nicht verständlich, weil diese Granula an feineren Schnitten, namentlich wenn diese die Drüse tangential getroffen haben, sehr leicht wahrzunehmen sind, allerdings nur an Sublimat und Formol-, nicht an Flemmingpräparaten. Auf dem Querschnitt erscheinen die Faserzellen in contrahiertem Zustande als eiförmige Gebilde, welche je nach der Höhe als Ausdruck der durchschnittenen Fibrillen eine feine Punktierung oder wenn an der Kernstelle vom Schnitt getroffen, eine deutliche Granulierung aufweisen. Am Hals mancher Giftdrüsen habe ich eckige Zellen beobachtet, deren den Kern umgebenden Granula mit den oben an den Faserzellen beschriebenen hinsichtlich Form und tinktoriellen Verhaltens vollständig übereinstimmen. Ob aus diesem Befund auf eine am Hals befindliche zirkuläre Faserschichte gefolgert werden darf, will ich unentschieden lassen. — Bei starker Dehnung der Drüsen kommen lichte Räume zum Vorschein, durch welche feinste von den Rändern der Zellen abtretende Fortsätze ziehen. Es sind dies offenbar die Interzellularräume, welche bei der Abscheidung von Indigkarmin das obenerwähnte weitmaschige oberflächlich gelegene Netz bilden.

Zum Unterschied von den Schleimdrüsen habe ich an den Körnerdrüsen elastische Bestandteile nicht auffinden können. Nach aussen von der Faserzellenschichte folgt eine bindegewebige Lage.

Wie bekannt haben Heidenhain und Nicoglu an den Giftdrüsen von Triton einen höchst interessanten Modus der Regeneration entdeckt. An der Stelle der flachen Zellen neben dem Ausführungsgang fanden sie in einigen Drüsenbeuteln Wucherungen, von denen eine völlige Neubildung aller epithelialen

Bestandteile des Drüsenkörpers ausging. Innerhalb der alten Muskelwand etablierte sich eine neue Drüse, welche an die Stelle der alten Riesenzelle trat. Die jüngsten Drüsenanlagen stellten sich unter der Form sehr kurzer Tubuli dar, deren Körper sich zwischen Riesenzelle und Muskelwand einschob. Die Drüsenanlagen sollen von der Gegend des Schaltstückes, ihres Ursprungs, an der Wand der alten Drüse entlang wachsen und sich zu einem Säckchen entwickeln, das den Muskelzellen einerseits, den Giftzellen andererseits, eng anliegt. Diese Angaben wurden von Vollmers bestätigt, aber berichtigend hinzugefügt, dass der Mutterboden der Drüsenknospe das Keimlager des Rete Malpighi sei, welches ausserdem noch glatte Muskelfasern bilde. Ausserdem sollen bei intensivem Sekretverbrauch meist einige alten Drüsenzellen erhalten bleiben und durch indirekte Teilung einen Ersatz des zerfallenen Zellmaterials beschaffen. Talke erkennt die Existenz dieses interessanten Modus des Zellersatzes an, konnte sich aber von seiner allgemeinen Gültigkeit nicht überzeugen. Nach seinen Untersuchungen kommen solche Neuanlagen nur selten vor. Der Ersatz des verloren gegangenen Epithels soll hauptsächlich vom Epithel der „alten" Drüse ausgehen und durch mitotische Teilung dieser vermittelt werden. — In der Haut des Frosches habe ich einigemal Drüsen gesehen, welche in ihrem Innern noch einmal ein vollständiges am Hals der Drüse fixiertes Epithelsäckchen enthielten. Es waren solche Befunde aber ziemlich selten. Häufig findet man Drüsen, welchen am Hals seitlich aus Muskelfasern und Epithel bestehende Säckchen anhängen, sowie selbständige kleine Gebilde dieser Art, bei denen eine Beziehung zu einer grösseren Drüse nicht nachweisbar ist. Ob diese durch Einstülpung vom Oberflächenepithel aus sich gebildet haben oder ob durch die Schnittrichtung ihre Verbindung mit einer „alten" Drüse verloren gegangen ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Berücksichtige ich die Angaben der Autoren und meine eigenen Befunde, so erhalte ich den Eindruck, als ob die Regenerationsprozesse in den Drüsen der Haut der Amphibien je nach der Art der Drüsen, der Tiergattung und deren Lebensverhältnissen verschiedene sein können. Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht von neueren Mitteilungen diejenigen von Vollmer, Fano und Tarchetti. Jedenfalls bedarf es noch sehr

eingehender Untersuchungen, bis diese Verhältnisse in allen ihren Einzelheiten klargestellt sein werden.

Wie oben bereits hervorgehoben wurde, habe ich gemischte Formen d. h. Drüsen, in welchen innerhalb der gleichen Bläschen Schleim- und Giftzellen vorhanden waren — man vergleiche die oben zitierten Mitteilungen Heidenhains und Nicoglus den Triton betreffend — beim Frosch nicht wahrgenommen.

Den Schwerpunkt meiner Untersuchungsergebnisse erblicke ich in dem Nachweis, dass in den Körner- und Schleimdrüsen der Froschhaut die Sekretbildung durch Umwandlung der Plasmosomen des Cytoplasmas in Sekretgranula vermittelt wird.

Literaturverzeichnis.

Arnold: Über die Kittsubstanz der Epithelien. Virchows Arch., Bd. 64, 1875.
Derselbe: Über Granulafärbung lebender Gewebe. Virchows Arch., Bd. 159, 1900.
Biedermann: Zur Histologie und Physiologie der Schleimsekretion. Wien. Akad. Sitzgsber. math. naturw. Kl., Bd. 94, III., 1887.
Calmels: Etude histiologique des glandes à venin etc. Arch. d. physiolog., Ser. 3, Tom. I, 1883.
Drasch: Beobachtungen an lebenden Drüsen. Archiv f. Anatomie und Physiologie, physiol. Abteil., 1889.
Eberth: Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig, 1869.
Engelmann: Die Hautdrüsen des Frosches. Pflügers Archiv, Bd. 5 u. 6. 1872.
Fanno, Lina: Sull' origine, lo sviluppo et la funzione delle ghiandole cutanee degli Anfibi, Archivio di anatomia e di Embriologia. Vol. II, 1903.
Gaupp: Anatomie des Frosches. Bd. III, 1904.
Gegenbaur: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. Leipzig, 1898.
Heidenhain, M.: Die Hautdrüsen der Amphibien. Sitzungsber. d. physikal-medizin. Gesellschaft in Würzburg, 1893.
Junius: Über die Hautdrüsen des Frosches. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 47, 1896.
Leydig: Die zahlreichen Arbeiten dieses um unsere Kenntnisse über die Anatomie der Amphibienhaut so hochverdienten Forschers sind bei Gaupp (Literaturverzeichnis, Bd. III, S. 907) aufgezählt; es seien deshalb nur die Mitteilungen: Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, Archiv f. mikroskop. Anatomie, 1876, und zum Integument der niederen Tiere abermals Biolog. Zentralblatt, 1892, namhaft gemacht.
Lindemann: Über die Sekretionserscheinungen der Giftdrüse bei der Kreuzotter. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 53, 1899.

Nicoglu: Über die Hautdrüsen der Amphibien. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoolog., Bd. 56, 1893.

Pfitzner: Die Epidermis der Amphibien. Morpholog. Jahrb., Bd. 6, 1880.

Phisalix: Origine et developpement des glandes à venin etc. C. R. Soc. biolog., T. 52, 1900.

Schultz: Über die Giftdrüsen der Kröten u. Salamander. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 34, 1889.

Talke: Beitrag zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge in den Hautdrüsen der Amphibien. Kiel, Dissert., 1900.

Tarchetti: Beitrag zum Studium der Regeneration der Hautdrüsen bei Triton cristatus. Ziegler, Beiträge z. patholog. Anatomie, Bd. 35, 1904.

Vollmer: Ein Beitrag zur Lehre von der Regeneration, speziell der Hautdrüsen der Amphibien. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 42, 1893.

Weiss: Über die Hautdrüsen von Bufo cinereus. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 53, 1899.

Zeller: Die Abscheidung des indig-schwefelsauren Natrons in den Drüsen. Virchows Archiv f. patholog. Anatomie, Bd. 73, 1878.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXX.

Sämtliche Figuren sind bei Seibert homogen. Immersion $^1/_{12}$ u. Okul. I. entworfen. Fig. 2, 3 und 4 wurden nachträglich um $^1/_3$ verkleinert.

Fig. 1. Schleimdrüse in dem Stadium beginnender Schleimsekretion. Die am Grund gelegenen Zellen zeigen über dem Kern verschieden grosse Anhäufungen von Mucingranula. In einer Zelle findet sich eine helle Vakuole ohne gefärbten Inhalt. — Fixierung in Sublimat-Kochsalz. Färbung mit Hämatoxilin Delafield und Mucikarmin.

Fig. 2. Schleimdrüse im Stadium des Höhepunkts der Sekretion. — Die Grenzen der Zellen nicht kenntlich, massenhafte, dunkel gefärbt. Granula eingebettet in eine rot tingierte Zwischensubstanz. Das die Drüse erfüllende Sekret erstreckt sich bis zum Hals. — Konservierung und Färbung wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Schleimdrüse. Die Epithelien mit Granula erfüllt, stellenweise deutliche Kittlinien zwischen den Zellen; im oberen Abschnitt der Drüse platte Zellen. Inhalt fädig, schwach gefärbt. Angrenzend Körnerdrüsen. — Formol-Konservierung. Eisenhämatoxilin. Erythrosin.

Fig. 4. Körnerdrüse. An der Wand mehrkernige Zellen mit verschieden gefärbten Granula; im Lumen scharfbegrenzte matttingierte Körner. — Konservierung und Tinktion wie bei Fig. 1 und 2.

Aus dem anatomischen Institute zu Bonn.

Anatomie und Physiologie der samenableitenden Wege der Batrachier.

Von

Dr. **Heinrich Gerhartz.**

Assistent des Institutes.

Hierzu Tafel XXXI—XXXIV und 2 Textfiguren.

Ausführlichere Bearbeitung haben Anatomie und Physiologie der samenableitenden Wege der Batrachier trotz ihrer Eigenart noch nicht gefunden, obwohl die ersten Untersuchungen darüber schon weit zurückliegen. Vor allem aber fehlt eine zusammenfassende Darstellung, weshalb ich mich bemühen werde, der Wiedergabe meiner eigenen Untersuchungen, die ich zum Teil schon früher bekannt gegeben habe, auch die bisherigen wesentlichen Ergebnisse zu einem übersichtlichen Bilde anzugliedern.

Eingeleitet wurden die Studien über diese Verhältnisse durch Swammerdam. Von ihm schreibt Bidder, der nächste bedeutende Bearbeiter, dass „er, gleich ausgezeichnet durch den Fleiss, mit dem er im Buche der Natur zu lesen suchte, wie durch die Treue der Beobachtung und Schärfe in Auffassung des Gesehenen, der erste und für lange Zeit der letzte war, der über den Bau der Geschlechtsteile der Batrachier und namentlich des Frosches ausführliche Beobachtungen veröffentlichte". Swammerdam fand, dass Samen und Harn sich in den gleichen Ausführungsgang ergiessen. So merkwürdig diese Tatsache war, sie verfiel bald der Vergessenheit. Ich will deshalb auf die wenig sorgfältigen und unfruchtbaren Untersuchungen, die Rösel von Rosenhof (Mitte des 18. Jahrhunderts), Dufay (1729), Configliachi und Rusconi (1819) dem Gegenstande angedeihen liessen, nicht näher eingehen. Selbst so ausgezeichnete Forscher wie Rathke, Joh. Müller neben Anderen sträubten sich vor der Annahme eines gemeinschaftlichen Harn-Samenkanales. Erst Bidder, der eine Zusammenstellung der älteren Literatur gibt, gebührt das Verdienst, in einer wertvollen Arbeit (a. a. O.) die Anschauungen Swammerdams wieder zu Ehren gebracht zu haben, indem er durch meisterhafte Injektionen die gleichzeitige

Verwertung des Wolffschen Ganges als Ureter und Vas deferens nachwies und die bisherigen Kenntnisse durch die Entdeckung des Hodennetzes und des Längskanales, sowie ein genaueres Studium des Verhältnisses der Samengänge zu den Harnkanälchen in der Niere bereicherte. Bidder zog auch die Tritonen noch in den Kreis seiner Untersuchungen und war auch hier so glücklich, die bisherigen Kenntnisse nach Analogie der bei Rana gefundenen Tatsachen vertiefen zu können. Hier, wie dort bei Rana, vermochte er den ganzen Weg, den der Samen nimmt, bis er sich in die Kloake ergiesst, klarzustellen. Er fand bei Triton dieselben Verhältnisse, was den intrarenalen Samenweg angeht, wie er sie bei Rana gesehen hatte.

Leydig entdeckte 1853 den Müllerschen Gang bei den männlichen Anuren, und machte dadurch den widersprechendsten Vermutungen früherer Autoren, die in jenem teils einen Samenleiter, teils ein accessorisches Vas deferens usw. sehen zu müssen glaubten, ein Ende.

In den Würzburger zoologischen Arbeiten gab Spengel zu dem, was man bis dahin wusste, noch eine Reihe von erläuternden Notizen. Er widmete besonders den Verhältnissen innerhalb der Niere des Frosches seine Aufmerksamkeit. Gerade über diesen Punkt liegt eine Reihe neuer eingehender Untersuchungen vor, besonders von Nussbaum, der zuerst die fundamentalen Unterschiede im Aufbau der intrarenalen Samenwege bei Rana fusca und R. esculenta aufdeckte. Man findet die gesamte hierüber vorliegende Literatur bei Beissner angegeben.

Die Physiologie der Froschsamenblasen fand besonders in Steinach einen geschickten und fruchtbaren Bearbeiter; der Histologie widmeten vor allem Disselhorst, Gaupp und Tretjakoff in letzter Zeit ihr Interesse. Trotzdem ist sie weit davon entfernt genügend geklärt zu sein.

Zu meinen Studien benutzte ich von Anuren die Species und Rana fusca und esculenta, von den Urodelen Triton cristatus Tr. alpestris.

Die Anuren.

A. Übersicht über die Samenwege. Die Müllerschen Gänge bei den Männchen.

Wie oben bemerkt, ist es durch die Untersuchungen von Swammerdam und Bidder bekannt geworden, dass bei Rana

fusca der Samen in dem Hodennetz, den Vasa efferentia testis, sich sammelt, in die Niere sich ergiesst und hier nach der Einmündung in den von Bidder entdeckten Längskanal die Niere durchsetzt, wo dann Harn und Samen sich treffen, um gemeinsam im Ductus deferens nach abwärts zur Kloake zu ziehen. Bezüglich der Verbindungen von Harn- und Samenwegen innerhalb der Niere sind diese Verhältnisse nach langen einander widersprechenden Untersuchungen von Bidder, Hyrtl, Spengel u. A. bei Rana fusca, auf die ich bei den nachfolgenden Ausführungen besonders eingehe, durch Nussbaum und seinen Schüler Beissner genügend geklärt worden, sodass ich auf ihre Arbeiten verweisen kann. Sie fanden, dass der Samen seinen Weg nimmt durch die Hodenausführungsgänge zum Nierenlängskanal, von da zu den Ampullen und weiter in die Querkanäle, das Vas deferens bezw. den Ureter. Ich ergänze zur besseren Übersicht die Ausführungen Beissners durch einige Abbildungen, von denen die erste die Spermatozoen und kleine, verschiedene Grösse zeigende Kugeln im Hodenkanälchen zeigt, die weitere ihren Übergang aus den Hodenkanälchen in den Ausführungsgang zur Darstellung bringt, die letzte diese Gebilde auf dem Wege von einer Ampulle — ehemalige Malpighische Körperchen — zum Längskanal verfolgen lässt. (Taf. XXXI, Fig. 1—3).

Dieser Längskanal tritt nach meinen Schnittreihen — zur Zeit der Brunst voll von Sperma — schon in dem hintersten Teile der Niere auf, sodass also die Notiz Bidders, dass der Längskanal „nicht immer bis zum unteren Nierenende reicht, sondern mit einer verdünnten Spitze schon oberhalb derselben aufhört" und seine Abbildung (auf Taf. I) diese Verhältnisse richtig wiedergeben. Ich fand das Ende 6,48 mm vom kaudalen Nierenende entfernt.

Der dorsale Querkanal der Niere geht über in den Ductus deferens. Dieser, der „Harnsamenleiter", liegt am lateralen Nierenrande und mit seinem vordersten Teile in dieses Organ eingebettet. Nicht weit verläuft er so, dann löst er sich von ihr los und zieht gerade, retroperitoneal abwärts. Wie Disselhorst bemerkt, ist er da, wo er frei von der Niere verläuft, ein mit selbständiger bindegewebiger Wand versehener Kanal, der Muskelzellen, zahlreiche Blut- und Lymphgefässe und

eine einschichtige Epithelauskleidung besitzt. Sein Epithel ist niedrig und besitzt kleine ovale Kerne.

Den Ausführungen, die Disselhorst über den freien Abschnitt des Harnsamenleiters folgen lässt, vermag ich mich nicht anzuschliessen. Ich halte es nicht für überflüssig, hier den Standpunkt Gaupps anzuführen, umsomehr, als ich seine Vermutungen nur bestätigen kann. Er schreibt dazu (l. c. pag. 262): „Im freien Abschnitte bis zur Kloake nimmt das Epithel nach Disselhorst einen anderen Charakter an, es wird mehrschichtig und höher, die Einzelzellen lassen einen schmalen Fuss und einen breiteren dem Lumen des Ganges zugekehrten Teil unterscheiden“ usw. — und fährt dann fort: „Nur betreffs der Schichtung des Epithels im freien Harnleiterabschnitt hege ich Zweifel. Querschnitte durch den Ductus deferens zeigen die schon erwähnten schmalen Längsfalten, deren Kuppen, wie Disselhorst zutreffend sich ausdrückt, von einem hohen fächerförmigen Epithel bedeckt sind. In den Tälern zwischen den Falten ist das Epithel niedriger. An den Kämmen wie in den Tälern sieht man in der Tat häufig zwei oder selbst mehr Kernreihen übereinander, dazwischen finden sich dann aber auch sehr ausgedehnte Partien, wo nur eine einzige regelmässige Zellreihe vorhanden ist. Ich neige somit mehr dazu, das Epithel für einschichtig zu halten und in der eventuell vorhandenen zweiten Zellreihe Abschnitte benachbarter Zellen zu sehen, wie das bei der vorhandenen Faltung durch Schrägschnitte sehr wohl denkbar ist.“ So verhält es sich in der Tat. Studiert man das Epithel nach Injektion von Alkohol in den Ductus, so kann man sich von seiner Einschichtigkeit leicht überzeugen. Auch der Grund, den Gaupp für das Missverständnis Disselhorsts vorbringt, erscheint einleuchtend, wenn man die Zeilen Disselhorsts zum Vergleich herbeizieht, wo er vom freien Ureterabschnitte schreibt: „Hier ist auch eine leichte Faltung des Epithelrohres festzustellen.“ (l. c., pag. 171.)

Ungefähr in die Mitte des Ductus liegt die Samenblase eingeschoben, ein Organ, auf das ich des näheren weiter unten eingehen werde. Sie ist auch bei Rana esculenta vorhanden, aber sehr wenig ausgebildet; sie bildet hier eine blosse spindelförmige Ausbuchtung der Ductuswand.

Dicht oberhalb des distalen Samenblasenpoles und etwa in der Mitte des unteren freien Harnleiterabschnittes sieht man fast stets geringe Pigmentierungen.

Für den kaudalen Teil des Wolffschen Ganges gelten nach Gaupp die gleichen Ausführungen wie oben für den freien Abschnitt.

Beide Ductus münden dicht nebeneinander in die dorsale Kloakenwand ein, etwas proximal von der schlitzförmigen Blasenmündung und auf zwei Papillen, die nach Disselhorst starke ringförmige Muskelfaserzüge besitzen. Da man den Ausführungsgang nicht mit blossem Auge unzweifelhaft bis zur Papille zu übersehen vermag, eine Sondierung stets auf Schwierigkeiten stiess, injizierte ich 80 prozentigen Alkohol. Wie man in Fig. 4, Taf. XXXI sieht, tritt dadurch der Endteil der Harnsamenwege klar heraus.

B. Die Samenblase.

I. Makroskopischer Bau der Samenblase während der Brunst.

Da man die Samenblase von Rana fusca im Laufe des Jahres in verschiedenen Zuständen findet, soll der makroskopischen Beschreibung ein Präparat aus der Zeit der Brunst, das ohne Zweifel die gemeinsamen Charaktere am deutlichsten aufweist, zugrunde gelegt werden.

Die Samenblasen, wie schon oben bemerkt, ungefähr in der Mitte des freien Teiles des Wolffschen Ganges gelegen, sind mit ihrer geraden Seite parallel zur Wirbelsäule gerichtet. Dorsal wie ventral sind sie flach gewölbt. Lateralwärts reicht das Peritoneum nur bis etwa zur Mitte hinüber, sodass die mediale Hälfte der Blase frei vorragt und wie in einer Tasche gelegen ist. Nur vereinzelte bindegewebige Stränge verbinden sie mit dem Bauchfell. Linke wie rechte Samenblase sind fast immer gleich. Darin weichen sie sehr vom Hoden, der beiderseits ganz erhebliche Maßdifferenzen zeigen kann, ab. Gemeinsam haben sie mit ihm, dass Unterernährung sie bald zu winziger Grösse bringen kann. Allerdings so erhebliche Rückbildungen wie beim Hoden habe ich hier nie gefunden.

Das Organ unterliegt ganz minimalen individuellen, dagegen, wie schon oben erwähnt wurde, sehr bedeutenden periodischen

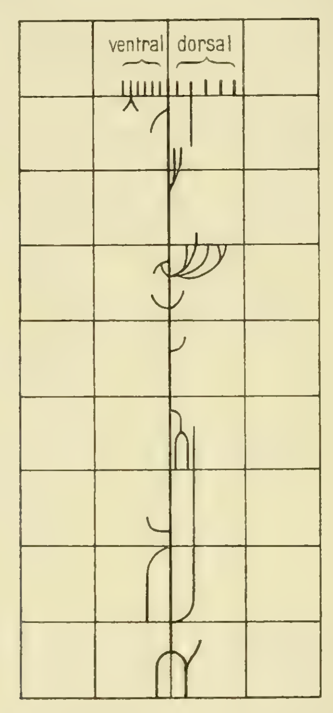
Grössenunterschieden, sodass es von einigen Millimetern bis zu einem Zentimeter im grössten Durchmesser messen kann.

Seine Oberfläche besitzt dicht nebeneinanderliegende kreisrunde Höcker, die vom Wolffschen Gange und der Mitte der dorsalen und ventralen Wölbung nach dem lateralen Rande zu sich regelmässig verkleinern und zahlreichen Endkammern eines inneren Gangsystemes entsprechen. In der Regel ist Pigment auf der Oberfläche vorhanden und begrenzt dann in unregelmässigen Konturen den Rand der ebengeschilderten Vorwölbungen. Die Samenblasen desselben Tieres brauchen sich in ihrem Pigmentreichtume nicht zu gleichen. Manchmal sind ganz erhebliche Unterschiede zu sehen.

Um einen Überblick über den eigenartigen Bau des Organes zu bekommen, ist es am vorteilhaftesten, den Horizontalschnitt einer durch Alkoholinjektion prall gefüllten und so gehärteten Blase zu studieren. Dieses Verfahren gibt das Bild, wie es Fig. 6 zeigt. Man sieht dort, wie vom Ductus eine Anzahl Kanäle hinzieht, die in feinere, an der Peripherie endende Seitengänge sich aufsplittern. Ihr Ende entspricht den oben geschilderten blasigen Auftreibungen der Oberfläche, die stärker heraustreten, wenn die Seitenkanäle injiziert werden. Schneidet man den Ductus von der medialen Seite her auf, so gelingt es leicht, die Eingänge zu diesen Kanälen blosszulegen. (Fig. 5.) Man sieht stets acht Öffnungen.

Da mir die Injektion der Samenblase noch weitere wertvolle Dienste geleistet hat, sei hier die Technik angegeben. Zunächst wurde die äussere Haut in einem Radius von ungefähr einem Zentimeter um den After eingeschnitten. Sie wurde bis zur Kloakenöffnung losgelöst und die durch das Erheben der Haut gebildete trichterförmige Manschette abgebunden. Durch zwei grosse Schnitte an den Seiten des Abdomens wurde die Bauchhöhle freigelegt und nun der Mastdarm unterbunden. Eine möglichst feine, stumpfe Kanüle wurde jetzt nach einem kleinen Einschnitte in den oberen Teil des freien linken Ductusabschnittes eingeschoben und mit einem Faden umschnürt. Dann wurde unter mässigem Drucke Alkohol (80 %) injiziert. Man sieht zuerst das Rectum sich prall füllen. Darauf hebt sich die Blase, erst die linke, dann ihre rechte Ausbuchtung, und von letzterer zunächst der distale, später erst der proximale Teil.

Injizierte ich Flüssigkeit in den kaudalen Seitenkanal, so sah ich auch den oralen Blasenpol sich heben. Doch müssen hierbei unter dem Druck der Injektionsflüssigkeit künstliche Verbindungen durch Wandzerreissung entstanden sein; denn durch das Studium von Schnittfolgen der Samenblase kann man sich von der Selbständigkeit der einzelnen Kanäle überzeugen. Nach



. Schema der Verzweigungen eines Samenblasenganges (nach Serienschnitten zusammengestellt).

diesen Schnittbildern ist die obenstehende schematische Zeichnung eines Ganges konstruiert worden. Man sieht, wie die Kanäle seitliche Zweige abgeben, die hauptächlich nach der dorsalen und ventralen Seite zu umbiegen und hier unter der Blasenoberfläche, wie auch Gaupp angab, in verhältnismässig weiten Endkammern endigen. Die Gänge biegen am distalen und proximalen Pole polwärts um. Kommunikationen zwischen den Seitengängen benachbarter Kanäle fehlen vollständig.

II. Histologie der Samenblase während der Brunst.

Im histologischen Bilde sieht man in den Zwischenräumen zwischen den Kanälen Bindegewebe, zahlreiche Muskelfasern und feine, geringelte elastische Fasern. Gegen die Hohlräume zu schliesst eine Epithellage das Grundgewebe ab. In ihrer Nähe sind die elastischen Fasern dicker. Sie erreichen hier die Stärke solcher Fasern, wie sie die Arterien begleiten. Das Epithel ist durchaus einschichtig. Wenn die meisten Autoren zwei oder mehr Reihen von Zylinderzellen annehmen, so rührt dies, wie oben bei den gleichen Verhältnissen bezüglich des Duktusepithels bemerkt wurde, auch hier davon her, dass Schrägschnitte durch längsgefaltetes Epithel gelegt und studiert wurden; denn bläht man die Samenblase auf, sodass die Falten ausgeglichen werden, so ist überall nur eine einzige Epithellage sichtbar (Fig. 21). Diese Lage setzen, und dies finde ich auch bei Gaupp, Disselhorst und Tretjakoff erwähnt, zweierlei Zellen zusammen, grosse becherförmige, helle Zellen mit grossem Kern und dunkle zylindrische Zellen mit eiförmigem Kern. Beide Arten durchsetzen nach meinen Beobachtungen die ganze Höhe der Epithelschicht. Mazeriert man Gewebsstückchen, so sieht man helle kugelige Gebilde am Zellenrande nach dem Lumen zu und runde feine Körner in den Zellen. Im frischen Präparate ist es nicht anders. Die kleinen Körner färben sich mit Hermannscher, Flemmingscher Lösung und in Osmiumsäuredämpfen tiefschwarz. Es ist nötig, sie in frisch angefertigten Präparaten zu untersuchen, da sie sich in Xylol-Damarlack bald auflösen und dann nur noch Lücken im Epithel zurückbleiben. Es liegt nahe, in den grösseren vor den Zellen liegenden Buckeln Sekretballen zu sehen und die anderen oben erwähnten kleinen Körnchen, die nicht zu allen Zeiten vorhanden sind, als Fettkörner anzusprechen.

Tretjakoff glaubte in seinen Präparaten alle Stadien einer Tröpfchensekretion wiederfinden zu können; aber betrachtet man seine Abbildungen, so kann man sich schwer des Gedankens erwehren, dass die Chromatinfäden, die Verdickungen des einen Kernendes mit gleichzeitiger Verjüngung des anderen u. s. f. Kunstprodukte darstellen. An injizierten Präparaten sieht man dergleichen nie. Fig. 10—14 gibt die anschauliche Darstellung einer Epithellage, so wie sie nach Injektion der Samenblase gewonnen wurde, sowie in Humor aqueus frisch beobachtete Kernformen

Man wird vergebens die bizarren Kerne Tretjakoffs suchen. In frisch untersuchten Zellen fand ich sie nie, dagegen oft an nicht injizierten Präparaten, sodass manche Stellen aus ihnen mit den von Tretjakoff gezeichneten identisch erschienen.

Ich fand nicht stets die gleichen Kernformen. Soweit sie sämtlichen Entwicklungsperioden des Epithels eigen sind, will ich sie hier anführen, zumal sie in manchem mit den Beobachtungen von Tretjakoff und anderen Autoren übereinstimmen. Wie schon oben erwähnt, sieht man an einzelnen Stellen der Präparate — mir bewährte sich zu dem Zwecke am besten Fixation in Hermannscher oder Flemmingscher Lösung — kuppenförmige Vorsprünge des Epithels nach dem Lumen zu. Diese Sekretionslage, die sich mit Eosin sehr schwach färbt, grenzt scharf gegen das Epithel ab. An diesen Stellen liegen die Kerne näher dem freien Epithelsaum als sonst. Dieselbe Beobachtung beschreibt wohl Tretjakoff (l. c., pag. 426), wo er angibt, dass diejenigen Kerne, welche näher dem Lumen liegen, „von den lebensfähigeren Zellen aus der Schicht der Zylinderzellen ausgestossen werden." Es würde also mit der Abstossung des Sekretes gleichzeitig ein Vorrücken des Kernes stattfinden, ein Beweis der Richtigkeit der viel gestützten Annahme des innigen Zusammenhanges zwischen Sekretion und Verhalten des Kernes. Ist der Epithelrand glatt, so liegen umgekehrt die Kerne näher der Basis, sind hell und entweder glattrandig oder polymorph. Dabei sind die Zellen oft sehr protoplasmareich. Bisweilen sind die basalen Kerne dick und sehen aus, als seien sie aufgebläht. Dass die Kerne des Epithels von verschiedener Grösse sind, ist an vielen Stellen sehr deutlich zu erkennen. Oft haben sie ganz ungewöhnlich stark gelappte Form, am häufigsten im Juni. Fig. 16 zeigt solche Kernbilder.

Da in diesem Monate nur Tiere, die gehungert hatten, untersucht wurden, könnte man geneigt sein, diese Polymorphie der Kerne damit in Zusammenhang zu bringen. Es sei deshalb hier hinzugefügt, dass auch bei frisch eingefangenen Tieren, allerdings zu anderer Zeit und in geringerer Anzahl solche Formen nicht vermisst wurden.

Bei beiden Zellformen fand ich Unterschiede im Verhalten der Kernkörperchen. Entweder sind die Kerne hell, kreisrund bezw. oval und besitzen dann wenige, entweder ein oder zwei

stark tingierte Kernkörperchen, oder aber sie erscheinen dunkel, haben die gleiche erwähnte Form, sind aber mit zahlreichen, mässig stark färbbaren Kernkörperchen ausgestattet, oder aber sie haben ganz bizarre Formen und dabei ziemlich wenige und schwach gefärbte Körperchen. Nimmt man mit der Mehrzahl der Autoren an, dass während der Sekretion die Masse des Chromatins in den Kernen zunimmt, die Kernkörperchen dabei kleiner werden und eventuell zu grösseren Chromatinballen zusammengehen, die Gestalt der Kerne unregelmässig wird, so wird es nicht schwer fallen die angegebenen Formen in die entsprechende Sekretionsphase einzureihen.

An der Samenblase von Rana esculenta sollen sich nach Leydig „kleinere drüsige Säckchen wie Knospen an einem guten Teil des an und für sich etwas weiten Harnleiters" heraberstrecken, die ein dickes, drüsenartiges Epithel besässen. Injiziert man diesen Teil, was wegen des dichten Ansatzes der Erweiterung an der Niere etwas schwierig ist, so ist die Samenblase nur noch ein dünnhäutiges, überall glattes Säckchen, das mit einem gedehnten, einzeiligen Epithel ausgekleidet ist und weder drüsige Epitheleinsenkungen noch Ausbuchtungen irgendwelcher Art besitzt.

C. Physiologie der samenableitenden Wege.

Dass die Samenblase der Aufbewahrung des Samens, als sog. Receptaculum seminis dient, wird von den ältesten Untersuchern an hervorgehoben und ist unzweifelhaft; denn auf der Höhe der geschlechtlichen Ausbildung vor der Begattung ist sie prall mit Sperma gefüllt. In neuerer Zeit hat man ihr zu dieser passiven Rolle noch einen drüsigen Charakter zugeschrieben, so nach den Arbeiten von Spengel, Steinach und besonders von Tretjakoff. Das scheint auch mir das richtige zu sein. Man findet zwar das ganze Jahr hindurch, namentlich bei Fixierung in Flemmingscher und Hermannscher Lösung, in den Gängen der Samenblase Sekret liegen; doch weist die Kurve der Veränderungen, wie sie die Brunst und die nachfolgende Periode begleiten, darauf hin, dass die Hauptsekretion in die Zeit der Samenentleerung fällt. Die Involution und Regeneration der Samenblasen hält gleichen Schritt mit den entsprechenden Vorgängen in den Hoden der Rana fusca; d. h. sie nimmt an Grösse wieder zu,

wenn die Ausbildung und Reifung der Samenfäden beginnt; während sie nach der Entleerung des Samens sich stark zurückgebildet hatte.

Über die Untersuchungen Tretjakoffs ist oben schon das Nötige gesagt.

Der Bedeutung der Samenblasen für den Geschlechtsakt mögen noch einige Bemerkungen gelten, die, wie ich hoffe, über einige wichtige Fragen Aufschluss zu geben vermögen. Bekanntlich sahen Tarchanoff und Goltz die Umklammerung auch nach beiderseitiger Kastration noch fortdauern. Tarchanoff hatte dann weiter gefunden, dass Exstirpation der Samenblasen oder die künstliche Entleerung ihres Sekretes zum bleibenden Verlust des Geschlechtstriebes führte. So kam er dazu, in der Samenblase den Impuls zur Kopulation zu sehen. Steinach vermochte seine Beobachtungen nicht zu stützen, da er bei Männchen, die schon sechs Tage lang gepaart waren, kein Sperma in der Samenblase fand. Bei der Exstirpation der Samenblasen gepaarter Tiere sah er den Geschlechtstrieb die Operation um fünf bis an zehn Tage überdauern, ohne dass dabei der Geschlechtstrieb nachgelassen hatte.

Er scheint mir unzweifelhaft nachgewiesen zu haben. dass Geschlechtstrieb und Paarung durchaus nicht an den Füllungsgrad der Samenbläschen gebunden sind und die widersprechenden Resultate Tarchanoffs in der Annahme von Goltz, dass der einmal gesetzte Erregungszustand der Zentralorgane fortdauert, auch wenn die Ursache zu ihrer primären Erregung bereits vernichtet ist, ihre Erklärung finden müssen. Sind demnach die Samenblasen nicht das die Geschlechtslust erregende Prinzip, so ist mit Steinach zweifelsohne dem Hoden diese Aufgabe zuzuschreiben.

Ich habe durch Experimente nachzuweisen vermocht, dass ebensowenig wie nach Steinachs Versuchen die Ausbildung des Hodens in Abhängigkeit von der Samenblase steht, umgekehrt die Entwicklung der Samenblase von der des zugehörigen Hodens abhängt.

Zu dem Zwecke kastrierte ich Frösche auf der einen Seite zur Zeit, als die Samenblasen noch in ihrer Grösse reduziert waren, und sah später nach, ob die auf der entsprechenden Seite sich vergrössert oder auf der einmal innegehabten Stufe beharrt hatte.

Im folgenden gebe ich die Protokolle.

Einer frisch gefangenen, gut genährten R. fusca ♂ wird (2. August 04) auf der linken Seite in der Gegend des Hodens unter peinlicher Antisepsis die Haut in der Länge von anderthalb Zentimeter inzidiert, das Peritoneum durchtrennt und der Hoden hervorgesucht. Leider entstand dabei ein Prolaps der Lunge, der sich aber bald zurückbringen liess. Um das Hodennetz wurde ein Catgutfaden gelegt und dann der Hoden vollständig abgeschnitten Wundnaht mit Seidenfäden. Nach der Operation leichter Shok, aber bald ist das Tier wieder munter und nimmt Nahrung.

Der Frosch wurde in einem mit feuchtem, stets frischem Gras ausgelegten Terrarium gehalten und alle drei Tage mit Regenwürmern gefüttert.

Bei gleich gut genährten Tieren wurde die Länge der Samenblase am 2. August zu 5,75 mm festgestellt.

Am 15. IX. 04. wird das Tier seziert. Die Daumenschwielen des sehr gut genährten Tieres sind stark entwickelt. An der Inzisionsstelle eine glatte, strichförmige Narbe. Der linke Lymphsack ist obliteriert. An der Stelle des Hodens ein ungefähr dreiviertel Zentimeter grosser, runder, intensiv gelbgefärbter, mit Buckeln versehener Körper, der mit dem linken Blasenpol, dem Mesenterium, sowie dem unteren Lungenende verwachsen ist. Das Peritoneum setzt sich von der Umgebung her auf die ganze laterale Hälfte dieses Körpers fort. Vom Fettkörper sind noch fünf Lappen vorhanden, die direkt der Mitte der ventralen Seite des Gebildes aufsitzen. Bei der mikroskopischen Untersuchung des Körpers, aus dem beim Einschneiden eine ziemlich konsistente, fettähnliche Masse sich vordrängt, sind keine Spermatozoen, wohl Fettzellen in Unmenge zu finden, sodass er sich als eine vom Fettkörper aus gebildete fetthaltige Cyste erweist.

Die Samenblase ist links 7,8, rechts 7,4 mm lang, übersteigt also den Längsdurchmesser der Blase vom 2. August um 2,05 bezw. 1,65 mm.

Beim zweiten Exemplar von R. f., das ebenfalls gut genährt war, wird in der gleichen Weise verfahren, aber die Inzision ganz unten gemacht, um einen Lungenprolaps zu vermeiden. Das Corpus adipos. wird vollständiger weggenommen als im ersten Falle. Der Hoden wird in derselben Weise nach Anlegung einer Ligatur um das Hodennetz herausgenommen. Peritonealnaht,

Hautnaht. Das Tier ist nach der Operation gleich munter. Es wird in der gleichen Weise gefüttert und unter dieselben Verhältnisse gebracht wie das erste Tier. Die Kastration fand an demselben Tage statt wie vorhin.

Bei der Sektion am 15. September 04 war folgender Befund zu erheben: Gut ausgebildete Daumenschwielen. Am medialen Nierenrande linkerseits, wo sonst das Hodennetz liegt, ein plattes, unregelmässiges, im grössten Durchmesser bis zu 3 mm reichendes gelbes Knötchen, das distal mit der linken Blase, nach der medialen Seite zu mit seiner ganzen Breitseite mit dem Peritoneum, nach der lateralen Richtung mit einem Narbenzug in Verbindung steht, der wiederum mit zwei Zipfeln am unteren Lungenpol und der äusseren Hautdecke befestigt ist. Die Farbe des Gebildes ist intensiv gelb, ist die des Corpus adiposum, nicht des Hodens. Die zugehörige Samenblase misst im grössten Durchmesser 6, die andere 6,5 mm.

Beide Samenblasen hatten somit trotz der Entfernung eines Hodens die gleiche normale Weiterentwicklung durchgemacht.

Daraus scheint mir zu folgen, dass die Regenerationsvorgänge in der Samenblase keineswegs einer unmittelbaren Einwirkung vom Hoden derselben Seite unterliegen.

Es wäre nun möglich, dass der normale Ablauf der Umbildung der beiden Samenblasen angeregt werde von den Nerven des noch vorhandenen wachsenden Hodens, und dass dieser Reiz durch Vermittlung des Nervensystems auch auf die verstümmelte Seite wirke: oder die trotz des Fehlens des einen Hoden erfolgte Weiterbildung beider Samenblasen wäre eine Folge einer sog. inneren Sekretion. Das wirksame Sekret würde alsdann, zu einer bestimmten Zeit vom Hoden gebildet, in die Zirkulation übergehen und so den regulatorischen Einfluss auf das Wachstum der Samenblasen ausüben. Entscheiden lässt sich zwischen diesen wahrscheinlichen Möglichkeiten durch die vollständige, beiderseitige Kastration. Hier würde selbstverständlich die Wirkung vom zentralen Nervensystem aus oder der von den Hoden gebildeten und in den Kreislauf gebrachten, reizenden Stoffe wegfallen. Spritzte man nun diesen Kastraten zur rechten Zeit Hodenextrakt derselben Spezies ein, so müssten, falls dieser Stoff in der Tat die Wirkung auf die Samenblase ausüben kann, sich trotz der Verstümmelung durch die beiderseitige Kastration die

Samenblasen wieder vergrössern, ohne Injektion aber verkümmern.

Diese Versuche hoffe ich im kommenden Frühjahr ausführen zu können.

D. Die zyklischen Veränderungen in der Samenblase.

I. Die mit blossem Auge sichtbaren Veränderungen.

Es ist sehr auffallend, dass, obwohl schon Pflüger seit langem auf die periodische Neu- und Rückbildung im Ovarium aufmerksam gemacht hatte und von M. Nussbaum und später von Plötz die periodische mit der Brunst zusammenhängende Regeneration im Hoden eingehend studiert worden ist, der ausgesprochen zyklische Ablauf der De- und Regeneration der Froschsamenblase noch kaum Beachtung gefunden hat.

An und für sich ist ja klar, dass die Samenblasen als Behälter des Samens auf der Höhe der Brunst ihre grösste Ausdehnung haben müssen, auch dass gleich nach der Entleerung des Sperma eine Reduktion ihrer Grössenverhältnisse sichtbar sein muss. Dies würde schon durch eine Kontraktion der aufs höchste ausgedehnt gewesenen Gewebe erklärlich sein, wie eben das Fehlen des ausdehnenden Agens es schafft. Damit fände jedoch noch nicht die andauernde Verkleinerung der Samenblasen ihre Erklärung und in der Zeit des geschlechtlichen Stillstandes müsste eine Samenblase auf die Grösse einer vollausgebildeten durch Injektion gebracht werden können. Das letztere ist nicht der Fall. Dazu kommt, dass man während des ganzen Jahres die Samenblase in ihrer Entwicklung mit der des Hodens Schritt halten sieht. Ein Blick auf die nachstehende Abbildung, die durch eine nach den Angaben von Plötz gearbeitete Hodengrössenkurve ergänzt ist, wird dies im einzelnen verfolgen lassen. Schon aus dem Grunde war dies anzunehmen, weil die Samenblasen in direktem physiologischen Zusammenhange mit der Funktion der Hoden stehen.

Zu der Kurve ist noch zu bemerken, dass alle Maße an den Samenblasen (das Produkt der grössten Länge, Breite und Dicke des Organes) an in steigendem Alkohol gehärteten Objekten genommen wurden.

Hodengrösse n. Ploetz.	Samenblasengrösse (mm)	Dat.
2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20	20 40 60 80 100 120 140 160 180 200 220	
		5/III.
		30/III.
		24/III.
		1/IV.
		30/IV.
		3/V.
		27/V.
		6/VI.
		25/VI.
		13/VII.
		2/VIII.
		18/VIII.
		20/VIII.
		25/VIII.
		15/IX.
Am 30. III. Samenblase vor, am 24. III. nach dem Ablaichen.		

II. Kurve, das Verhältnis des Samenblasenzyklus zu den periodischen Grössenveränderungen der Hoden illustrierend.

Die Oberfläche der Samenblasen ist zur Zeit der Involution ganz glatt. Die zur Zeit der Brunst sichtbaren zahlreichen Buckel sind dann vollständig ausgeglichen.

II. Histologie der zyklischen Veränderungen.

Gleich nach der Samenentleerung, die 1904 an den mir bekannten Fangstellen am 23. März vor sich ging, liegen die Muskelfasern geringelt am Rande der zusammengefallenen Zwischensubstanz. Sie sind verkürzt und zum Teil von ungleicher Dicke an verschiedenen Faserstellen. Oft ist ein grosser Kern vorhanden, dabei aber die Fasersubstanz sehr spärlich. Dann trübt sich in der Nähe des Kernes das Protoplasma. Inden Kernen der Muskelfasern sieht man sehr deutlich Chromatinnetze.

Im Verhalten der elastischen Fasern sind Unterschiede gegenüber dem früheren Zustande nirgends aufzufinden. Die Gefässe sind nach dem Ablaichen nicht kontrahiert.

Im Epithel sieht man zahlreiche Fettkörnchen liegen, die auch schon im Februar sichtbar waren. Später sah ich sie nur noch einmal, Ende Juni, allerdings in sehr geringer Anzahl. Ob dies mit dem Hungerzustand in Zusammenhang zu bringen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. In diesem Monat wurden nur Tiere untersucht. die längere Zeit gehungert hatten. Auffallend ist in den Februar- und Märzpräparaten die Seltenheit des Auftretens polymorpher Kerne, die in den übrigen Monaten sehr zahlreich sind.

Beim Vergleich der Epithelhöhen aus der Zeit der vollen Ausbildung und der Involution könnte man zweierlei erwarten. Entweder trete eine Kontraktion der Grundsubstanz ein, ähnlich wie z. B. bei der Harnblase nach der Harnentleerung, dann würde man die Wände zwischen den Hohlräumen ganz dünn, das Epithel jedoch grösser finden — oder aber es könnte sich um eine wahre Involution, wie beispielsweise die des Uterus nach der Geburt handeln, und dann würde die Epithelhöhe unter der nach dem Märzbilde zu erwartenden bleiben. In der Tat ist das letztere unzweifelhaft. Schon Anfang April beginnt diese Involution. Die Zwischensubstanz wird dabei dicker, im Vergleich zur Ausdehnung des Epithels und die vorhin weiten Endkammern bilden sich zu engen, fast soliden Endstücken der Kanäle zurück. Dass aber gleichzeitig auch eine Kontraktion, zunächst des Grundgewebes

der Samenblase mit im Spiele ist, sieht man daran, dass die Muskelfasern, ähnlich dem Bilde einer kontrahierten Uterusmuskulatur nach der Geburt, netzförmig ineinandergeflochten erscheinen.

Dies findet auch noch darin eine sichere Stütze, dass, wenn man in eine kleine reduzierte Samenblase Amylnitrit einspritzt und so ihr Zwischengewebe erschlafft, eine erhebliche Zunahme dieser Gewebsmasse verbleibt, obwohl sämtliche Hohlräume des Innern aufs äusserste gedehnt sind und doch diese Gewebe zusammenpressen müssten.

Vom Juni an treten polymorphe Kerne in grosser Anzahl auf. Die Mitosen werden zahlreicher in beiden Arten der Epithelzellen. Wie schon Tretjakoff angibt, sind in diesen Zellen die Kerne kreisrund. In den letzteren sucht das körnige Protoplasma die Peripherie auf. Von Mitte Juni an werden die Hohlräume grösser. Sie erscheinen wie aufgebläht. Auch im Juli ist dies deutlich, und bis zur Mitte dieses Monats ist das Epithel an manchen Stellen schon sehr niedrig geworden. Im Grundgewebe, dessen Muskulatur zu einem engmaschigen Netzwerke geworden ist, fallen jetzt mit Epithel ausgekleidete, ganz feine Lumina auf, die Anfänge der Kanäle. Schon zu Beginn des Juni waren zahlreiche Wanderzellen vorhanden, sowohl im Epithel als ganz in seiner unmittelbaren Nähe. Sie charakterisierten sich dadurch, dass sie erstens höher als die übrigen Zellen lagen, dann aber dadurch, dass in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten einer Zelle jedesmal der ganze Kern zu sehen war, nicht in einem Schnittbilde die Zelle mit Kern, im nächsten ohne diesen. Sie sind auch später noch vorhanden.

Die Blutgefässe scheinen Anfang August im Zwischengewebe sehr an Zahl zuzunehmen. Dabei ist letzteres selbst noch stark ausgebildet. Bereits zu Ende August fand ich die Hohlräume ähnlich wie im Februar; auch die Muskelfasern und Muskelkerne wichen in nichts von den dort beobachteten ab, das Grundgewebe war reduziert gegenüber dem Zustande, wie er sich Anfang August dem Auge darbot, sodass also die Regeneration in vollem Gange erschien. Gegenüber den Februarpräparaten fand ich nur die Kerne zahlreicher und kleiner, während sie im Juni geringer an Zahl, doch ebenfalls kleiner als im Februar waren.

Die Kugeln, die oben, wo von dem Zustande der Samenblase während des Ablaichens die Rede war, erwähnt wurden, die aus dem Hoden stammten und den Samen begleiteten, blieben noch bis in die letzten Tage des April hin sichtbar.

Sekret sah ich in allen Monaten, von Februar bis September, allerdings nicht in allen untersuchten Samenblasen: Ende August aber beispielsweise in sehr reichlicher Menge. Es ist darnach eine Sekretion von Samenblasensaft, die ganz unabhängig von der mit der Entwicklung der Hoden einhergehenden Vergrösserung erfolgt, für die Dauer des ganzen Jahres anzunehmen.

Die Urodelen.

I. Makroskopische Anatomie der samenableitenden Wege.

Mit den Anuren haben die Urodelen das gemeinsam, dass der Samen seinen Weg durch die Niere nimmt, sich in ihr Harn- und Samenwege vereinigen und die gemeinschaftlichen Ausfuhrwege mit dem Wolffschen Gange in Verbindung treten.

Bei Triton liegt die Anatomie des Urogenitalsystems verhältnismässig einfach. Querkanäle führen den Samen einem an der medialen Seite der aus acht bis zehn Renculi bestehenden Geschlechtsniere liegenden Längskanale zu, von dem aus Verbindungsbrücken zu dem Hauptabflussrohre, dem Harnsamenleiter oder dem Wolffschen Gange ziehen. In diese Verbindungsstücke, sogenannte Sammelrohre, ist die Niere eingeschoben, wie aus den grundlegenden Studien Bidders hervorgeht, ein lose zusammenhängendes Konglomerat zu einem Knäuel gewundener Harnkanäle. So gehört also zu jedem Vas efferens des Längskanales ein Malpighisches Körperchen und ein Sammelrohr. „Jeder dieser Haufen von Windungen wird also von zahlreichen Verschlingungen eines und desselben Kanales gebildet, der von dem gemeinsamen Sammelgange der Vasa efferentia testis ausgeht und endlich in das Vas deferens eintritt, sodass jeder dieser Haufen sich in einen einzigen Kanal von beträchtlicher Länge ausbreiten lassen müsste, wenn die Zartheit desselben dies gestattete" schreibt Bidder. Von ihm und von Spengel scheint mir über diese Verhältnisse hinreichend Klarheit verschafft worden zu sein, sodass im übrigen auf sie verwiesen werden kann.

Die feinen Sammelröhrchen nehmen in der Regel den kürzesten Weg. So kommt es, dass sie ziemlich im rechten

Winkel zu dem Wolffschen Gange stossen, und nur die am weitesten kranial gelegenen in spitzem Winkel ihn erreichen. Sehr selten sind sie schwach gewunden. Eigentümlich ist die Endigung des proximalsten Kanälchens. Es steigt direkt nach oben zum Ende des Ductus, geht hier unter ihm her und mündet auf der Dorsalseite in ihn ein. Ich gebe hierzu eine Abbildung, da die älteren Darstellungen den Zusammenhang nicht genügend deutlich wiedergeben (Fig. 22).

Der Harnsamenleiter beginnt ein wenig kranial vom vordersten Nierenknäuel. Er zieht lateral von der Niere, parallel der Wirbelsäule hinab bis gegenüber der Grenze zwischen letztem Renculus und Beckenniere. Dann wendet er sich zur Medianlinie hinüber. Es nähern sich somit dann schon die beiden Wolffschen Gänge beträchtlich und ziehen nun nahe beieinander hinab zur Kloake. An der Umbiegestelle empfängt der Harnsamenleiter in der Regel noch ein oder zwei Sammelkanälchen der Beckenniere. Da Bidders Darstellung, sowie das Schema Spengels den tatsächlichen Lageverhältnissen nicht gerecht werden, so füge ich eine neue Zeichnung in Fig. 34 bei. Das Präparat, das dazu diente, wurde im Juni gewonnen und aus dem Grunde für diesen Zweck benutzt, weil dann die Windungen des Harnsamenleiters nicht so stark wie zur Brunstzeit die Beziehungen des Wolffschen Ganges zur Niere verdecken. Im übrigen sei bemerkt, dass hier zunächst der ganzen Schilderung der anatomischen Verhältnisse des Harn-Geschlechtssystems die Zustände, wie sie sich zur Zeit der Brunst finden, untergelegt sind.

Es erübrigt noch, das Verhältnis der Sammelröhren Spengels, bezw. der Harnleiter, wie sie Heidenhain nennt, zum Harnsamenleiter klarzustellen. Es sind dies Kanäle, die weiter distal vom lateralen Beckennierenrande ausgehen und zum Harnsamenleiter bis kurz vor dessen Einmündungsstelle in die Kloake, wie die Stäbe des Fächers zur Hand konvergierend, hinabziehen. In der Regel zählt man ungefähr 30 Gänge, nach Spengel einige 20. Sie scheinen je einem der auf der ventralen Nierenseite sichtbaren Glomeruli zu entsprechen. In ihrer Nachbarschaft läuft der Harnsamenleiter entschieden gerader, als weiter oben. Es finden sich über den Modus ihrer Endigung in der Literatur die merkwürdigsten Widersprüche. Während Schneider sie gesondert nebeneinander hatte ausmünden lassen, beschrieb

Bidder eine Vereinigung mit dem distalsten Sammelgange, der erst nach ihrer Aufnahme zum Harnsamenleiter führen sollte. Spengel stellte den allerdings sehr kurzen, gemeinsamen Abschnitt der Gänge als einen Teil des Wolffschen Ganges selbst hin und bemerkte dazu noch, dass oberhalb der Mündung in den letzteren oftmals eine Vereinigung zweier oder mehrerer Kanälchen statthabe. Über diese distalen Gänge hat Spengel noch eine Notiz, die, wie seine diesbezügliche Abbildung zeigt, auch Bidders Annahme entspricht. Er findet nämlich, dass die Gänge der Beckenniere nicht überall gleich weit sind: „Sie beginnen vielmehr an der Stelle, wo sie aus der Niere austreten, mit äusserst geringem Durchmesser, während sie in der Mitte als stattliche Schläuche erscheinen, deren Umfang nach dem Ende zu wieder auf den ursprünglichen zurückschrumpft. Dieser Dickenunterschied beruht weniger auf einer Zunahme des Lumens, als auf einer Verdickung des Epithels, das aus einem polygonalen zu einem hochzylindrischen wird.“ Soweit Spengel. Seine Angabe stimmt nicht für alle Jahreszeiten, sondern nur für die Zeit der Brunst. Ich werde darauf noch weiter unten einzugehen haben. In neuerer Zeit hat Heidenhain die fraglichen Verhältnisse zu klären versucht. Weil seine Ausführungen darauf hinzielen die bisherigen Annahmen zugunsten seiner Vorstellungen zu korrigieren, gehe ich näher auf sie ein. Heidenhain kommt dabei auf die schon früher von Martin St. Ange und Duvernoy vertretene Ansicht zurück, dass die in Rede stehenden Gänge mit einem kurzen, gemeinsamen Endstücke getrennt vom Samenleiter in die Kloake mündeten. Er schreibt: „Von vorne und dorsalwärts her senkt sich das Harnleiterbündel in die Papille ein; die Lichtung der letzteren ist also gewissermaßen die gemeinsame Endstrecke aller Harnleiter (Sammelröhren, Spengel). Der Harnsamenleiter und der Müllersche Gang münden dagegen nicht mit jenen vereinigt, sondern von ihnen getrennt, und zwar verlaufen sie mit ihren letzten Enden in der medialen Wand der Papille. Der erstere mündet ein wenig hinter dem letzteren.“ Heidenhain hat seine Untersuchung an Triton alpestris angestellt, Spengel, gegen den er in erster Linie polemisiert, an Triton cristatus. Da ich an letzterem Serienschnitte durch die in Frage stehende Gegend der Kloake geführt habe, sehe ich mich in der Lage, an der Hand von Fig. 24—28 den Beweis zu führen,

dass für Triton cristatus Bidder und Spengel trotz alledem im wesentlichen Recht zu geben ist, dass also Heidenhains Polemik für diese Spezies nicht zutrifft.

Es sei das an der Hand der beigegebenen Abbildungen näher erläutert. Man sieht in der ersten, Fig. 24, die beiden Harnsamenleiter, von denen hier nur der dem Lumen der Kloake, rechts, näherliegende in Betracht gezogen werden soll, etwas ventral von den Ausführungsgängen der Beckenniere, mit dem Müllerschen Gange von einem gemeinsamen Muskelringe umgeben, dicht zusammenliegen. Die Ausführungsgänge der Niere liegen, in einem bindegewebigen Stratum eingebettet, noch ausserhalb dieser Muskulatur. Während nun im ersten Bilde noch zwei Sammelröhrchen vorhanden sind, von denen das eine gerade aus zweien sich gebildet hat, zeigt das zweite (Fig. 25), 0,03 mm tiefer, den der Kloake nächsten Ausführungsgang gerade im Begriffe, sich zu dem in Fig. 26, einem 0,01 mm weiter abwärts gelegenen Schnitte, sichtbaren Ausmündungsmodus anzuschicken. 5 μ tiefer ist diese Ausmündung erfolgt (s. Fig. 27) und der Harnsamenleiter mit dem letztvorhandenen Sammelröhrchen der Beckenniere vereint, während dem Harnsamenleiter der anderen Seite noch eine Reihe isolierter Ausführungsgänge anliegen. Von dieser Stelle bis zum Ende des Wolffschen Ganges rechnete ich noch 0,02 mm (s. Fig. 28). Es vereinigen sich demnach zu einem Sammelrohr alle Beckennierenkanäle — mit Ausnahme eines einzigen Kanälchens, das gesondert, nachdem es sich noch nach unten umgebogen hat, in die Kloake auf der Urogenitalpapille ausmündet. Das Hauptsammelrohr verbindet sich mit dem Harnsamenleiter, der wie bekannt auf der Urogenitalpapille in die Kloake ausmündet. Somit hat der von Heidenhain angegebene Mündungsmodus wenigstens für Triton cristatus keine Geltung; ein Beweis dafür, dass bei den Tritonen die einzelnen Spezies ebenso sorgfältig auseinander zu halten sind, wie dies von Nussbaum für Rana fusca und esculenta schon lange gefordert wurde. Schon entwicklungsgeschichtliche Erwägungen liessen Heidenhains Darstellung als unwahrscheinlich erscheinen, da die Wolffschen Gänge vorne entstehen und allmählich weiter nach hinten wachsen, bis sie die Kloake erreichen. Bestände Heidenhains Ansicht zu Recht, so hätte man ihre Entstehung durch Ausstülpungen der Kloake zu erklären, was sehr schwer zu

verstehen wäre. Ob seine Ausführungen für Triton alpestris Geltung behalten, das zu entscheiden bin ich augenblicklich nicht in der Lage.

Seit Leydig ist viel auf Verlauf und Aussehen des Müllerschen Ganges, des Rudimentes der Tube, eines feinen, der ventralen Harnsamenleiterseite anliegenden, nach oben hin die Lunge erreichenden Fadens geachtet worden. Durch die Untersuchungen von Spengel und Disselhorst ist wohl jetzt unzweifelhaft sichergestellt, dass er nirgends mit dem Harnsamenleiter zusammenhängt. Allerdings ist nach dem letzteren Autor die Verschmelzung von Harnsamenleiter- und Eileiterwand an manchen Stellen so innig, „dass die Lumina nur durch eine äusserst schmale, kernhaltige Bindegewebsschicht und durch das Epithel getrennt werden". Diese Tuben sind distal blind geschlossen, innerhalb des übrigen Verlaufes jedoch mit einem Lumen versehen. Heidenhain konnte sie manchmal bis zum Aussenepithel der Urogenitalpapille verfolgen und hält dafür, dass die Regel so ist. Freie Kommunikation mit der Kloake sah er nie, da sie nach ihm „durch einen Zusammenschluss der der Epithelzellen an der Stelle, wo die Mündung statttinden sollte, in jedem Falle verhindert wird." Vom kranialen Abschnitte schreibt Spengel, „dass er gelegentlich durch einen, bald rundlichen, bald mehr länglichen, von mit Zylinderzellen ausgekleideten Cysten unterbrochenen Faserzug" ersetzt ist. Als proximale Endigung werden von ihm eine geschlossene Cyste, eine allmählich sich verdünnende Spitze, sowie ein ostium abdominale erwähnt. Im grossen und ganzen scheinen also Varietäten nicht gerade selten zu sein. Ich konnte im obersten Drittel eine deutliche Erweiterung des Kanales beobachten, die, von derselben Farbe wie der Kanal selbst, in ihrer Länge bei verschiedenen Tieren wechselte. Einmal war dieses Stück ganz kurz und dünn, ein andermal erreichte es eine Länge von fast $^1/_2$ cm und war 2 bis 3 mm dick. Es war somit als breites, überall gleichkalibriges Rohr in den dünneren, ebenfalls gleichweiten Gang eingeschaltet.

II. Histologie des Harnsamenleiters und der Sammelröhren.

Über die Histologie dieser Teile des Urogenitalsystemes der Urodelen liegen bisher fast keine Beobachtungen vor. Die einzigen

Notizen über die Nieren der Tritonen werden bei Bidder und Spengel gesammelt. Bidder hat das ganze Gangsystem zuerst mikroskopiert. Er erwähnt bezüglich der Gänge: „Durchgehends und ohne Ausnahme erkannte ich sie als Röhren, deren innere Wand von einem Zylinderepithelium bekleidet wurde, das zwar nicht überall, namentlich nicht in den Vasa efferentia testis und dem gemeinsamen Sammelgange derselben — gleich auf den ersten Blick zu erkennen ist, doch bei sorgfältiger Prüfung als durchgehends anwesend sich zeigt, und überall eine so dicke Schicht bildet, dass das Lumen der betreffenden Röhren höchstens $^1/_3$ des Abstandes der beiden seitlichen Konturen ausmacht. Den Inhalt dieser Röhren bilden teils losgestossene Epitheliumzellen, teils fadenförmige Spermatozoen, beide in einer klaren durchsichtigen Flüssigkeit schwimmend" (a. a. O., pag. 35). Spengel, der nach ihm der Histologie dieser Gänge seine Aufmerksamkeit zuwandte, fand die Nierenkanälchen von einem äusserst lebhaft schwingenden Geisselepithel ausgekleidet, dessen Wimpern vom Malpighischen Körperchen wegschwingen, sodass also der von ihm erzeugte Strom aus den letzteren herausführt. Die Zylinderepithel führenden Querkanäle, der Längskanal, die Vasa efferentia, sowie die Kapsel der Malpighischen Körperchen tragen nach ihm keine Wimpern. Hier sei übrigens beiläufig bemerkt, dass im Schnittbilde nach diesem Autor der Anfang der Sammelröhrchen bei Triton genau der Einmündungsstelle der vom Längskanal ausgehenden Vasa efferentia gegenüberliegt. Den vorderen Sammelröhrchen schreibt Disselhorst (a. a. O.) ein sehr niedriges, fast kubisches Epithel zu.

Über den Bau des Harnsamenleiters liegt, abgesehen von einer Bemerkung Disselhorsts, wo er dem kurzen Stamm des Wolffschen Ganges dasselbe kubische Epithel wie den Nierenkanälchen zuschreibt, bis zu der Arbeit von Heidenhain nichts vor. Heidenhain findet das Epithel zweischichtig und seine äussere Zone am zellreichsten; die inneren Zellen sind nach ihm mit Flimmercilien ausgestattet. Diese Flimmerzellen seien wie Keile von innen her zwischen die äusseren sezernierenden Zellen hineingetrieben, ohne dass sie die Tunica propria jemals erreichten. In das Lumen hinein ragten die flimmernden Kuppen dieser Zellen kugelig vor. Demgegenüber kann ich versichern, dass überall da, wo die ganze Länge der Epithelzellen getroffen ist, das Epithel

durchaus einschichtig ist. Zur Zeit der höchsten geschlechtlichen Ausbildung, wo der Harnsamenleiter prall mit Sperma gefüllt ist — „es ist im eigentlichen Samenleiter die Menge der Spermatozoen so gross, und der flüssige Bestandteil so sparsam, dass der durch Druck herausgetriebene Inhalt eine wurstförmige Masse darstellt und erst bei Vermischung mit Wasser eine milchige Flüssigkeit bildet“ schreibt Bidder dazu (a. a. O., pag. 35) — ist das den Ductus auskleidende Epithel aufs äusserste gedehnt. Dunkle zylindrische, wie helle runde Zellen, die beide bis ans Lumen zu verfolgen sind, setzen es zusammen. Die ersteren sind etwas länger und stehen demnach stets auf der Basis des Epithelsaumes auf; die hellen werden meist am Rande des Epithels gefunden, jedoch auch an der Basis nicht ganz vermisst. Die dunklen Zylinderzellen haben ovale, glattrandige Kerne, die hellen kreisrunde. Eigentümlich sind tiefschwarze Körner, die die dunklen Zellen füllen — das Präparat war in Flemmingscher Lösung gehärtet — doch auch in den hellen nicht fehlen, aber dort nicht so intensiv tingiert sind. Ihre Gestalt wechselt von kleinsten rundlichen Körnern bis zu dicken Schollen mit unregelmässigen Konturen. Im letzteren Falle sieht man sie meist in den dunklen Zylinderzellen liegen und hier oft den apikalen Zellenrand begrenzen. Sie können mitunter so an Zahl zunehmen, dass die ganze Struktur des Epithels von ihnen verdeckt wird. Auch in der umliegenden Muskulatur fehlen sie nicht; aber sie verlieren sich allmählich von der Epithelbasis, wo sie am dicksten sind, nach aussen hin. Sehr oft liegen sie hier in Reihen geordnet. Die Kerne bleiben frei von ihnen. Ich bin geneigt, diese Körner für Fett zu halten und in ihnen gleiche Elemente zu sehen, wie sie auch anderwärts eine Rolle spielen, wo es sich um die Fortschaffung von Organteilen handelt, welche, wie hier die exzessive Wucherung des Epithels, nur für eine kurze Spanne Zeit Bedeutung besitzen. Mitosen finden sich zu der Zeit nicht. Was im übrigen bemerkenswert ist, wird dort, wo von den histologischen Zuständen des geschlechtlichen Stillstandes die Rede sein wird, Erwähnung finden.

Den „Harnleitern“ Heidenhains, den oben erwähnten Beckennierenausführungsgängen, wird von Disselhorst und Heidenhain Drüsenstruktur zugeschrieben. Disselhorst fiel insbesondere der Unterschied gegenüber den oberen Sammelröhren

auf, der in der Tat sehr gross ist. Er fand hier ein sehr hohes, regelmässiges Zylinderepithel, dessen kleine eckige Kerne, die weder Nucleoli noch sonstige Strukturen besassen, ganz am Boden der Zellen lagen. Er vermutet schleimige Metamorphosen im Protoplasma der Zellen.

Heidenhain, der der Struktur der Harnleiter sehr viel Aufmerksamkeit zugewandt hat, findet eine so weitgehende Analogie zwischen Harnleiter- und Beckendrüsenzellen, dass, wie er schreibt, „die Harnleiterepithelien während der Brunstzeit, physiologisch gesprochen, in den Bereich der Beckendrüse hineinbezogen werden, und dass auf diese Weise eine Vermehrung jenes spezifischen sezernierenden Parenchyms zustande gebracht wird" (a. a. O., pag. 266). Auf die Einzelheiten seiner Ausführungen kann ich hier nicht näher eingehen.

III. Zur Physiologie des Harnsamenleiters.

Für die Ableitung des Samens kommen ausser dem Wolffschen Gange in seinem ganzen Verlaufe, wie schon Bidder richtig bemerkte, nur die obersten Sammelröhren inbetracht, während die übrigen zur Ableitung des Harnes dienen. In den letzteren fand er die Spermatozoen sehr selten und meist so sparsam, dass er dies Vorkommen als eine anormale Erscheinung deutete. In den Querkanälen sah er stets Sperma. Der Längskanal ist demnach auch nur in seinem obersten Teile spermahaltig. Der grösste Teil der Geschlechts- und die ganze Beckenniere haben demnach bei Triton gar nichts mit der Samenableitung zu tun. Dass die Beckennierenausführungsgänge aber zu den accessorischen Geschlechtsdrüsen gehören, geht meines Erachtens ausser aus dem spezifischen Charakter des Epithels, das ja ganz von dem der Sammelröhren abweicht, noch daraus hervor, dass sie in der Brunstperiode dicker sind, Sekret nach Spengel enthalten und in ihren periodischen Veränderungen sich analog dem Harnsamenleiter verhalten. Dass sie kein Sperma aufnehmen, ist wohl nach den vorliegenden Angaben unzweifelhaft.

Die physiologische Bedeutung der eben beschriebenen Wege scheint aber über die blosse Wegleitung des Samens hinauszuführen. Wenigstens spricht vieles dafür, dass der Harnsamenleiter drüsige Struktur besitzt. Heidenhain hat diese Ansicht zuerst nachdrücklich vertreten. Schon oben wurde angegeben, dass

Heidenhain den Zellen der äusseren Epithelzone sekretorische Funktion zuschreibt. Er schliesst das aus dem Vorkommen von Granulis, die die inneren Hälften dieser Zellen anfüllen und ihnen ein netzförmiges Aussehen verleihen. Nach Analogie seiner Befunde in den von ihm genauer studierten Beckennierenausführungsgängen hat er auch hierfür die einzelnen Sekretionsphasen analysiert. Er lässt die Sekretion mit dem Auftreten kleiner, sphärischer Granula in der Innenzone, also am Lumen, beginnen. Diese sollen immer mehr zunehmen und fast die ganze sezernierende Zelle ausfüllen können. Er sieht sie zu Reihen angeordnet, die der Längsachse der Zelle parallel laufen. Sind sie ausgestossen, so bleibt nach ihm „ein an mathematische Regelmässigkeit grenzendes Vakuolensystem“ zurück. Zu welcher Zeit Heidenhain diese Beobachtungen angestellt hat, geht aus seiner Arbeit nicht hervor. Jedenfalls würde es schwer halten, zur Zeit der Brunst diesbezügliches zu finden. Nimmt man aber die Zeit der Rückbildung der Harnsamenleiterelemente, so gelingt es auch trotz grösster darauf gerichteter Aufmerksamkeit nicht, seine Angaben in ihrem ganzen Umfange bestätigt zu finden.

IV. Die zyklischen Veränderungen der samenableitenden Wege.

A. Mit blossem Auge sichtbare Veränderungen.

Analog dem Verhalten der Samenblase bei Rana finden auch bei Triton der Samenbereitung parallelgehende Umwandlungen an den Samenableitungswegen, am ganzen Harnsamenleiter und an den Ausführungsgängen der Beckenniere statt. Dass der Wolffsche Gang während der Brunst stark gewunden und verlängert ist, hat schon Bidder beschrieben. So zahlreich sind seine Windungen zu dieser Zeit, dass er einer dicken Schnur, die an einem Ende fixiert und möglichst oft gedreht worden ist, nicht unähnlich ist. Sein proximales Ende bleibt sich zu allen Zeiten des Jahres gleich in seiner Ausdehnung, dagegen prägen sich die charakteristischen Veränderungen umsomehr aus, je weiter man zum distalen Ende kommt. Nach Spengel ist die obere Grenze des Ductus oft durch das Aufhören des Pigments kenntlich. Dies kann jedoch nicht die Regel sein, da ich es an zahlreichen Präparaten nie beobachtete.

Auch an den Beckennierengängen sind analoge Veränderungen, wenn auch geringen Grades, wahrzunehmen. Während nämlich

im März die Mittelstücke dieser Gänge stark erweitert sind, schwindet diese Schwellung bis in den Juli hinein so stark ab, dass Mitte dieses Monates die Kanäle vom Anfang bis zum Ende gleiche Weite besitzen. Dieser Zustand war auch Anfang September noch vorhanden.

Es erstrecken sich also die durch die Brunstperiode hervorgerufenen Umwandlungen, die sich bei Rana nur an der Samenblase allein abspielen, bei Triton auf Harnsamenleiter und Beckennierenausführungsgänge zugleich.

Gleich nach der Entleerung des Samens setzt eine starke Reduktion des Harnsamenleiters ein, die, ähnlich der Involution des Uterus, erst schnell, dann in immer langsamerem Tempo sich vollzieht. Zum Teil wird sie durch die Abflachung der Windungen, zum Teil durch die Abnahme seiner Länge deutlich. Bis zum Juni ist, wie ein Blick auf die beigegebenen Abbildungen (Fig. 31—33) lehrt, die Dicke bereits auf die Hälfte der zu Ende März vorhandenen gesunken. Viele Windungen sind ausgeglichen, der Verlauf ist gerader und der Ductus wohl um ein Drittel kürzer. Zu Beginn des Juli ist die grösste zu beobachtende Reduktion eingetreten. Kein gewundener Kanal ist mehr da; ein fast gerades, langgezogenes, dünnes Rohr ist aus ihm entstanden. Man würde nun erwarten, dass für den Winter dieser Zustand anhielte. Doch dem ist nicht so. Bereits Anfang August beginnt die Vorbereitung für die neue Brunstperiode. Das Wachstum des Harnsamenleiters setzt ein, schreitet schnell voran, und im September ist schon ein deutlich gewundener Kanal zu sehen, dicker und viel stärker gewunden als im Juli, ja schon dicker, als er im Juni war, wenn auch noch lange nicht so stark gedreht. Demnach ist im September bei weitem noch nicht die Höhe der geschlechtlichen Entwicklung erreicht.

B. Histologie der zyklischen Veränderungen.

Die histologische Untersuchung ist geeignet, in die auffallenden mit dem Prozesse der Brunst zusammenhängenden Vorgänge Licht zu bringen; spiegeln sich doch diese makroskopischen Veränderungen vorwiegend am Epithel ab, das, wie schon oben hervorgehoben, an den geschlechtlichen Umwandlungen in erster Linie beteiligt ist. Zur Zeit der Brunst ein schmaler, gedehnter Saum, wächst es zu beträchtlicher Höhe, sobald der Samen ent-

leert ist. Wäre das Epithel, was ja am nächsten läge, nach erfolgter Ausstossung des Samens einfach zusammengezogen, so würde es, wie sich aus dem Verhältnisse der Durchmesser berechnen lässt, noch viel höher sein, als es im Juni in der Tat ist. Ist ja doch der ganze Durchschnitt viel kleiner und das Epithel zellärmer geworden, sodass an Epithelmasse verloren gegangen sein muss. Merkwürdig ist, dass die oben erwähnten Körner nach dem Ablaichen vollständig verschwinden und auch bis zur neuen Reife sich nicht wieder einfinden. Während die den Harnsamenleiter umgebende Muskulatur im März stark gedehnt war, die Blutgefässe ebenso verzerrt schienen, hat die erstere im Juni an Masse beträchtlich verloren. Sie ist nicht kontrahiert, da die Gefässe hier ein rundes Lumen haben und von Verflechtung und Kontraktion der Muskelfasern nichts zu sehen ist, sodass anzunehmen ist, dass die vorher aufs äusserste gedehnte Muskulatur ihren Tonus wiedergefunden hat und nur in der Nähe des Epithels im Bereiche der zur Zeit der Brunst sichtbaren Fettkörnchen ein Verlust an Gewebsmasse eingetreten ist. Die gleichen Erscheinungen sind an Julibildern festzustellen.

Im August wird das Epithel wieder höher. Man sieht nun an manchen Stellen einen dunklen Saum am freien Rande der Zellen des Epithels und davor spärliche glasige Vorlagerungen mit unregelmässigen Rändern.

An anderen Stellen sieht man die Epithelzellen kuppenförmig vorgetrieben und auch hier zieht sich der schmale dunkle Saum von den Seiten her hart am Lumen vorbei, sodass diese Kuppe hier nicht für Sekret, sondern, da der Kern dicht an den freien Zellrand gerückt ist, als ein Teil einer tätigen oder eben tätig gewesenen Zelle anzusehen ist. In den Kernen dieser Zellen sind die Kernkörperchen zahlreich, dick und stark tingiert. Dieser polynukleoläre Zustand entwickelt sich nach Nussbaum aus dem mononukleolären, sodass „der Kern mit vielen Kernkörperchen der Ausdruck einer Ruhepause der Kernfunktionen ist, die entweder zu kräftigem Leben oder zum Tode überleitet.“ Die Kerne, die der Basis anliegen, sind oval, glattrandig und haben in der Regel ein grösseres Volumen als die am apikalen Zellrande. Es sind wohl ruhende Kerne, die zum Teil im Begriffe stehen, während der Sekretion den Weg bis zum Lumen durch die ganze Länge der Zelle hin zu machen.

Die in beiderlei Zellen gefundenen Mitosen scheinen mir auch hier zu beweisen, dass die Drüsenzellen nicht nach der Sekretion absterben, noch einem hinter ihnen gelegenen Keimlager Nachschub und Regeneration verdanken, sondern sich aus sich selber regenerieren und dass auch hier deutlich erkennbar ist, was von Nussbaum in seiner Arbeit über die Drüsensekretion gesagt wurde: „Wie die Verfolgung des Sekretionsvorganges bei Argulus foliaceus zeigt, ist Sekretion nicht identisch und fällt auch zeitlich nicht zusammen mit dem Absterben der Zellen. Dass dem nicht so sei, geht ferner aus dem Bau der ausgestossenen Zellen des Pankreas und der Magendrüsen hervor. Die Zellen haben sich stets, bevor sie ausgestossen werden, ihres spezifischen Sekretes entledigt“ (a. a. O., pag. 335).

Im August sind reichlich Mitosen vorhanden. Wo sie vorkommen, sind die betreffenden Kerne hell, kreisrund und dem freien Epithelrande nähergerückt. Überhaupt bieten die Kerne jetzt und besonders im September, in dem die Mitosen noch sehr viel zahlreicher werden, viel Bemerkenswertes. Entweder sind sie oval und hell — das ist die Mehrzahl — oder dunkel, und beide liegen weit ab vom apikalen Rande, oder aber sie sind rund und sind dem Lumen nähergerückt. An manchen Stellen liegen in nächster Nachbarschaft der in mitotischer Teilung befindlichen Kerne Zellen mit dicken Chromatinkörnern im Kern, augenscheinlich in regressiver Metamorphose. In Gentianaviolett-Orange-Präparaten, in denen das Orange überfärbt hat, wo alle Kerne und Zellen des Epithels orangefarben sind, liegen mitunter neben den intensiv blau gefärbten Mitosen stark blau tingierte Kerne, die zahlreiche Chromatinkörner besitzen und weiter ab vom freien Zellrande liegen. Man geht wohl nicht fehl, wenn man in ihnen Kerne sieht, die sich zur Mitose anschicken.

Die vorliegende Arbeit ist unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. M. Nussbaum entstanden. Für seine fruchtbare Anregung und unermüdliche Fürsorge schulde ich ihm vielen herzlichen Dank.

Literaturverzeichnis.

1. Beissner, H.: Der Bau der samenableitenden Wege bei Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 53, 1898.
2. Bidder, F. H.: Vergleichend-anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846.
3. Configliachi und Rusconi: Monografia del proteo anguino di Laurenti. Pavia 1819.
4. Disselhorst, R.: Der Harnleiter der Wirbeltiere. Anatom. Hefte (Merkel und Bonnet), Bd. 4, 1894.
5. Dufay: Mémoires de l'Académie des Sciences de Paris. 1729.
6. Duvernoy: Fragments sur les organes génito-urinaires des reptiles et leurs produits. Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences, Tom. XI, Paris 1851, pag. 17—74.
7. Gaupp, E. A.: Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. III. Abt., 1. Hälfte, 2. Aufl. Braunschweig 1901.
8. Gerhartz, H.: Anatomie und Sekretionsvorgänge von Samenblase und Harnleiter der Batrachier. Inaug.-Diss. Bonn 1904.
9. Goltz, F.: Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869.
10. Heidenhain, M.: Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 35, 1890.
11. Leydig, Fr.: Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Mit 4 Kupfertafeln. Berlin 1853.
12. Marshall, A. M.: On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. The Journ. of Anat. and Phys., Vol. 18, 1884.
13. Martin St. Ange: L'appareil reproducteur des animaux vertébrés. Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences. Sciences math. et phys., T. XIV. Paris 1856.
14. Müller, J.: Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830.
15. Nussbaum, M.: Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. IV. Von der Regeneration der Geschlechtsstoffe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18, 1880.
    Derselbe: Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, 1882.
    Derselbe: Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Fünfte Mitteil. Zur Kenntnis der Nierenorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.
    Ferner: Sitzungsber. der Niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde. Bonn 1877, 1878. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 16, 1878 und Bd. 17, 1878.
16. Pflüger, E.: Über die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen. pag. 90. Leipzig 1863.
    Derselbe: Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflügers Archiv, Bd. 29, 1882.

17. Ploetz, A. J.: Die Vorgänge in den Froschhoden unter dem Einfluss der Jahreszeit. Vergleich von Rana temporaria und Rana esculenta. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1890. Suppl.-Band.
18. Rathke, H.: Beiträge zur Geschichte der Tierwelt, 1820—1827.
19. Rösel von Rosenhof: Naturgeschichte der Frösche. Nürnberg 1758.
20. Schneider, A.: Über die Müllerschen Gänge der Urodelen und Anuren. Zentralbl. f. d. mediz. Wiss., No. 3, 1876.
21. Spengel, J. W.: Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg, Bd. 3, 1876.
22. Steinach, E.: Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 56, 1894.
23. Swammerdam: Biblia naturae, tom. II.
24. Tarchanoff: Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Pflügers Arch., Bd. 40, 1887.
25. Tretjakoff, D.: Langgestreckte Kerne im Samenblasenepithel des Grasfrosches. Internation. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Leipzig 1903.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXI—XXXIV.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

bg. = Ausführungsgänge der Beckenniere.
big. = Bindegewebe.
bn. = Beckenniere.
Cl. = Kloake.
d.ep. = dunkle Zylinderzellen.
ef. = elastische Fasern.
ep. = Epithel.
fk. = Fettkörnchen im Epithel.
gg. = Grundgewebe.
gn. = Geschlechtsniere.
h.ep. = helle Epithelzellen.
hsl. = Harnsamenleiter.
k. = Samenblasenkanäle.
m = Mitose.
mf. = Muskelfasern.
mg. = Müllerscher Gang.
mu. = Muskulatur.
nk. = Nierenkanälchen.
sbl. = Samenblase.
sek. = Sekretkugeln.
sk. = Spermakugeln.
sp. = Spermatozoen.

Die histologischen Bilder sind mit dem Zeichenapparat von Leitz, die übrigen mit dem Zeiss'schen Projektionsapparate angefertigt.

Fig. 1. Rana fusca ♂ März 1903. Teil eines Hodenausführungsganges mit Sekret. Man sieht innerhalb des Lumens Samenfäden *(sp.)* und Kugeln *(sk)*. Sublimat. Leitz; Obj. 7, Ok. 2.

Fig. 2. R. fusca ♂ März 1903. Ausschnitt aus dem Hoden. Verbindung eines Hodenkanälchens mit dem Hodenausführungsgange sichtbar. In beiden das Sekret, Spermatozoen und Kugeln. Sublimat. Safranin. Leitz; Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 3. R. fusca ♂ 30. März 1904. Nierenschnitt, auf dem die Vereinigung von Längskanal und Ampulle zu sehen ist. In beiden liegt Sekret. (Das Präparat wurde nach dem Ablaichen gewonnen.) *lk.* = Längskanal; *a.* = Ampulle. Hermannsche Lösung. Gentianaviolett-Orange. Leitz; Obj. 7, Ok. 2.

Fig. 4. R. fusca ♂ 5. März 1904. Distaler Teil der linksseitigen Harnsamenwege. Die Samenblase wurde mit Alkohol (80 %) injiziert, sodass sie aufgerichtet und stark gebläht ist. Infolge der Injektion sind die Höcker der Oberfläche sehr deutlich zu erkennen. Im proximalen Teile sind sie mit Pigment umrändert. Ein Teil der Kloake ist erhalten geblieben, um die Urogenitalpapillen mit der Ausmündung des Wolffschen Ganges und die Harnblasenausmündung zu zeigen. *bm.* = Ausmündung der Harnblase; *hbl.* = Harnblase; *p.* = Peritoneum; *sph.* = Sphincter der Kloake; *up.* = Urogenitalpapille. Alkoholhärtung. Vergr. 4 fach.

Fig. 5. R. fusca ♂ 5. März 1904. Durch Incision an der Grenze der auf der Samenblasenoberfläche sichtbaren Bläschen ist der Eingang in die Kanäle der Samenblase von Fig. 4 freigelegt. Man kann innerhalb der Lumina die Teilungsstellen der Gänge erkennen. Vergr. 4 fach.

Fig. 6. R. fusca ♂ 1. April 1904. Horizontalschnitt einer mit Alkohol (80 %) injizierten Samenblase. Man sieht die Verzweigungen der Hauptgänge. Der Harnsamenleiter ist nur teilweise eröffnet. Vergr. 4 fach.

Fig. 7. R. fusca ♂ 1. April 1904. Dorso-ventralschnitt einer mit Alkohol injizierten Samenblase. Man sieht in der Mitte die Hauptgänge, zur Seite die Zweigkanäle. Alle Hohlräume sind stark gedehnt. Alkohol. Hämatoxylin-Eosin. Leitz; Obj. 2, Ok. 0.

Fig. 8. R. fusca ♂ 3. Febr. 1904. Samenblasenepithel mit angrenzendem Grundgewebe. In den Epithelzellen zahlreiche Körnchen. Hermannsche Lösung. Safranin. Leitz; Obj. 7, Ok. 4.

Fig. 9. R. fusca ♂ 3. Febr. 1904. Samenblasenepithel. Man sieht deutlich den Unterschied zwischen den beiden Epithelzellenarten. Hermannsche Lösung. Safranin. Leitz; Öl-Im. $^{1}/_{16}$, Ok. 4.

Fig. 10. R. fusca ♂ 3. Febr. 1904. Sekretkugeln aus der Samenblase, in humor aqueus beobachtet; drei Epithelzellen aus der Samenblase mit Sekrettröpfchen. Isoliert in Müllerscher Flüssigkeit. Leitz; Obj. 5, Ok. 4.

Fig. 11. R. fusca ♂ 3. Febr. 1904. Samenblasenepithel mit einer Sekretlage. Isoliert in Müllerscher Flüssigkeit. Leitz; Obj. 5, Ok. 4.

Fig. 12. R. fusca ♂ 3. Febr. 1904. Zelle mit vorliegendem Sekretballen. Humor aqueus. Leitz; Obj. 5, Ok. 4.

Fig. 13. R. fusca ♂ 3. Febr. 1904. Zellen aus der Samenblase, nach Isolierung in Müllerscher Flüssigkeit (5 Tage). Leitz; Obj. 5, Ok. 4.

Fig. 14. Dasselbe. Leitz; Obj. 7, Ok. 4.

Fig. 15. R. fusca ♂ 23. März 1904. Samenblasenepithel nebst Grundgewebe nach Injektion von Alkohol in die Samenblase. Alkohol. Hämalaun-Eosin. Leitz; Obj. 7. Ok. 4.

Fig. 16. R. fusca ♂ 6. Juni 1904. Samenblasenepithel. Polymorphe Kerne. Flemmingsche Lösung. Leitz; Öl.-Im. $^{1}/_{16}$, Ok. 4.

Fig. 17. R. fusca ♂ 23. März 1904. Samenblasenepithel nach Alkoholinjektion. Leitz; Öl-Im. $^{1}/_{16}$, Ok. 4.

Fig. 18. R. fusca ♂ 3. August 1904. Samenblasenepithel nach Injektion mit Amylnitrit. Alkohol. Safranin. Leitz; Öl-Im. 1/16, Ok. 4.

Fig. 19. R. fusca ♂ 3. August 1904. Mittelstück zwischen zwei Samenblasenhohlräumen nach Injektion von Amylnitrit. Alkohol. Hämatoxylin-Eosin. Leitz; Obj. 7, Ok. 4.

Fig. 20. R. fusca ♂ 3. August 1904. Völlig erschlafftes Grundgewebe der Samenblase nach Injektion von Amylnitrit. Alkohol. Hämatoxylin-Eosin.. Leitz; Obj. 7, Ok. 4.

Fig. 21. R. fusca ♂ 23. März 1904. Mittelstück zwischen zwei Samenblasenhohlräumen nach Alkoholinjektion und Härtung in Alkohol. Leitz; Obj. 7, Ok. 4.

Fig. 22. Triton cristatus ♂ 22. März 1904. Kraniales Ende des Harnsamenleiters mit der Einmündung des vordersten rechten Nierenkanälchens. Man sieht, dass das Nierenkanälchen unter dem Harnsamenleiter hergeht. Alkohol. Leitz; Obj. 2, Ok. 4.

Fig. 23. Trit. cristatus ♂ 1. September 1904. Harnsamenleiter-Epithel mit in mitotischer Teilung befindlichem Kerne. Kaudaler Abschnitt. Flemmingsche Lösung. Gentianaviolett-Orange. Leitz; Öl-Im. 1/16. Ok. 4.

Fig. 24, 25, 26, 27, 28. Trit. cristatus ♂. Horizontaldurchschnitte durch die Kloake zur Veranschaulichung der Beziehungen der Ausführungsgänge der Beckenniere zum Harnsamenleiter. Das Bindegewebe ist hell, die Muskulatur dunkler, das Epithel am dunkelsten gehalten. Der Müllersche Gang liegt in der Muskulatur des Harnsamenleiters eingebettet. Alkohol. Hämatoxylin-Eosin. Zeiss; Obj. A, Ok. 1.

Fig. 29. Dasselbe wie in Fig. 23 vom kranialen Harnsamenleiterabschnitt.

Fig. 30. R. fusca ♂ 6. Juni 1904. Kern des Samenblasenepithels in mitotischer Teilung begriffen. Flemmingsche Lösung. Leitz; Öl-Im. 1/16, Ok. 4.

Fig. 31. Triton cristatus ♂ 22. März 1904. Harnsamenleiter in seinem ganzen Verlaufe und Zusammenhange mit Geschlechts- und Beckenniere. Der Harnsamenleiter ist dick und stark gewunden. Alkohol. Winckel-Zeichenapparat. Vergr. 4 fach.

Fig. 32. Trit. cristatus ♂ 15. Juni 1904. Harnsamenleiter mit Müllerschem Gange. Harnsamenleiter viel weniger stark gewunden als am 22. März. Alkohol. Winckel-Zeichenapparat. Vergr. 4 fach.

Fig. 33. Trit. cristatus ♂ 9. Juli 1904. Harnsamenleiter in fast gerade gestrecktem Verlaufe. Müllerscher Gang. Alkohol. Winckel-Zeichenapparat. Vergr. 4 fach.

Fig. 34. Trit. cristatus ♂ 15. Juni 1904. Topographie des hintersten Harnsamenleiterabschnittes. Die Ausführungsgänge der Beckenniere *(bg.)* wurden möglichst auseinandergelegt, um ihren Verlauf zu zeigen. Alkohol. Winckel-Zeichenapparat. Vergr. 4 fach.

Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.

Rudimentärer Hermaphroditismus bei Rana esculenta.

Von

Dr. **Heinrich Gerhartz,** Assistent des Instituts.

Hierzu Tafel XXXIV. Fig. 35—38.

Leydig sah in den Wolffschen Gang bei Rana temporaria einen feinen Kanal einmünden. Er erkannte in ihm den sog. Müllerschen Gang, also das Analogon der Tube. Ich fand dieses Organ auch bei Männchen der Rana esculenta. Man sieht den Gang, Fig. 35, als einen dünnen, allmählich sich verschmälernden weissen Faden vom unteren Ende des Harnsamenleiters, neben den er in die Kloake ausmündet, am lateralen Rande der Niere vorbeiziehen in fast gerade gestrecktem Verlaufe bis hinauf zur Lungenwurzel, wo er im Bauchfell sein Ende findet. „Der Faden, schreibt Leydig, läuft im Bauchfell einige Linien vom äusseren Rande der Nieren entfernt gerade soweit nach vorn als der Eileiter und hört an derselben Stelle fein zugespitzt auf, wo beim Weibchen der Eileiter mündet. Der Faden zeigt an den einzelnen Exemplaren des Grasfrosches selbst für das freie Auge kleine Varietäten; an dem einen Individuum springt er schon an und für sich mehr in die Augen, bei einem zweiten verlangt es ein schärferes Zusehen; bei dem einen Tier erscheint fraglicher Faden ganz einfach, bei einem anderen besitzt er zwei bis drei sich nahe folgende oder auch weit auseinandergerückte helle $^1/_4$—$^1/_2$''' grosse Anschwellungen. Häufig hat er in einiger Entfernung von seinem spitzen Ende eine ovale Anschwellung; ja es können an dem Faden der einen Seite dergl. Anschwellungen vorhanden sein und der Faden der anderen Seite ist ohne Spur derselben (l. c., pag. 68)." An einem meiner Präparate endete der Faden, dessen Verlauf Leydigs Schilderung entsprach, proximal in einer stumpfen, hohlen, am Ende geschlossenen Spitze. Schon die einfache mikroskopische Untersuchung lies deutlich im ganzen Verlaufe ein Lumen im Inneren des Fadens wahrnehmen. In der Mitte wie am Ende sah man das gleiche Epithel. In der Mitte war der Faden bedeutend schmäler als am kranialen Ende.

Bezüglich des caudalen Abschnittes trifft Fr. Meyers Angabe zu, der den Gang als feinen Kanal auf der ventralen Ductusseite weiter verfolgen konnte und ihn mit dem Harnsamenleiter in die Kloake münden sah.

Die von Leydig beschriebenen Knäuel von Windungen des Kanales, makroskopisch als Anschwellungen des Ganges sichtbar, fand ich ebensowenig wie das von ihm kurz vor dem Ende des Kanales bemerkte gelbliche, im Innern mit Flimmerepithel ausgekleidete Knötchen. Spengel sah den Faden öfters als soliden Zellstrang und fand, wie Burow, fast stets ein trichterförmiges Ostium abdominale an seinen Präparaten. Schon Leydig hielt allerdings ein solches Ende für wahrscheinlich. Im grossen und ganzen muss man daher sagen, dass in dem Vorkommen der rudimentären Tube viele Varietäten auftreten, was durchaus nicht befremden wird.

Unter vielen Exemplaren von Rana esculenta fiel eins auf, wo beide Tuben des Männchens stark geschwollen waren, im Spirituspräparate weiss erschienen und deutlich ausgeprägten Charakter von Eileitern besassen. Im Hoden der einen Seite, der in Serienschnitte zerlegt wurde, fanden sich keine Eier; aber auch der nicht mikroskopisch untersuchte Hoden hatte weder die Grösse noch eine entsprechend gestaltete Oberfläche, dass er reife Eier enthalten konnte. Er war auch nicht pigmentiert.

Wolffscher wie Müllerscher Gang mündeten gesondert in die Kloake.

Es handelte sich demnach hier um einen Fall von Hermaphroditismus des späteren Lebens, der zu denen gehört, bei welchen nur die sonst beim Männchen rudimentär entwickelten Müllerschen Gänge abnorm stark entwickelt sind, während sonstige weibliche Charaktere fehlen. Die Literatur über dieses Vorkommnis bei Batrachiern haben in letzter Zeit von la Valette St. George und Fr. Friedmann mitgeteilt, so dass darauf verwiesen werden kann.

Der von mir zu beschreibende hermaphroditische Frosch verhält sich folgendermaßen: In der Höhe der Nieren liegen zu beiden Seiten des Mesenterium die Hoden, weiss von Farbe und jeder ist beinahe doppelt so gross, als es gewöhnlich bei Rana esculenta gesehen wird. Die Oberfläche ist grobkörnig durch die Abgrenzung der Hodenschläuche. Die Vasa efferentia verlaufen

deutlich vom Hoden durch das Mesorchium zur Niere. Lateral zu jeder Niere findet sich ein Eileiter, an den Enden durchsichtig und im mittleren Teile weiss. Das Ostium tubae ist breit offen und liegt an der normalen Stelle im Ligamentum triangulare hepatis (vergl. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 46, Tafel 23).

Der mittlere Teil des Eileiters enthält zwar Drüsen, ist auch vielfach gewunden, aber bei weitem nicht so mächtig entwickelt als der Eileiter echter Weibchen um dieselbe Zeit.

Der erweiterte und geschlängelte Müllersche Gang ist mit dem erweiterten Teile des Wolffschen Ganges, wo dieser am caudalen Rande die Niere verlässt, innig verlötet. Vor der Abbildung des Präparates (s. Fig. 36), ist diese Verbindung der beiden Gänge gelöst und der Müllersche Gang ein wenig lateral verschoben worden, um das Endstück desselben bis gegen das Rectum hin deutlicher hervortreten zu lassen. Ein Uterus ist an dem Endstück nicht ausgebildet: wohl aber ist dieser Teil drüsenfrei, wie das die Photographie auch deutlich wiedergibt, da der Gang hier durchsichtig, im drüsigen Abschnitt dagegen weiss erscheint.

In die Kloake münden Harn- und Eileiter gesondert, indem wie beim normalen Frosch der Eileiter ventral über den Samen-Harnleiter hinweg medianwärts zieht und oral von diesem und median dazu in der dorsalen Kloakenwand ausmündet. Man kann dies durch Sondierung leicht nachweisen, indem man die ventrale Kloakenwand seitlich von der Anheftung an die Blase der Länge nach aufschlitzt und durch kleine Einschnitte in den Eileiter und die Samenblase feine Sonden gegen die dorsale Kloakenwand hinführt.

Vor der Abbildung des Präparates war der Teil des Mesorchium, welcher den analen Teil der Niere deckend an Rectum und Samenblase herantritt, eingeschnitten worden, um die Uebersicht der Organe zu verbessern.

Die Eier der Weibchen von Rana esculenta haben um dieselbe Zeit, gegen Mitte April — einen Durchmesser von 1,25 mm und sind stark pigmentiert, während in den beiden Hoden des vorliegenden Frosches kein Pigment sich findet und die Spermatogonien in ihnen auch nicht grösser sind, als bei den Männchen der Species überhaupt. Dagegen ist der Eileiter der echten Weibchen von Rana esculenta um diese Zeit, also etwa einen

Monat vor der Brunst, erheblich dicker. Einen ähnlichen Fall hat Francis B. Sumner von Rana virescens beschrieben. Doch ist der vordere Teil der Oviducte degeneriert und nur bis zur halben Höhe der Lungen zu verfolgen gewesen, wo er blind endigte. Eine histologische Untersuchung der Geschlechtsdrüse ist anscheinend nicht gemacht worden, wenn nicht die Versicherung „and were normal in every respect“ auch dies implicite ausdrücken soll. Ob diese demgemäss, was der äusseren Form nach zu erwarten wäre, nur Spermatozoen oder auch Eier enthielt, ist nicht besonders festgestellt worden. Eigene Ovarien waren nicht vorhanden. Dies ist auch nach der bis jetzt seit Balbianis erster Beschreibung oft wiederholten Analyse der hermaphroditischen Generationsorgane bei Fröschen nicht zu erwarten; denn beiderlei Geschlechtsprodukte liegen in denselben Schläuchen, d. h. die anscheinend vergrösserten Hoden enthalten in manchen Fällen auch noch Eier in ihren Hodenkanälchen.

Bekanntlich sind nach Pflüger die Ranae fuscae im ersten Lebensjahre anscheinend zum grössten Teile Hermaphroditen. Erst später werden bei den wirklichen Männchen die Eianlagen von Hodensubstanz verdrängt. Lässt man diesen Entwicklungsgang auch für Rana esculenta gelten, so würde der Hermaphroditismus im vorliegenden Falle so zu erklären sein, dass zwar das Ovarialgewebe aus der Geschlechtsdrüse verschwunden ist, der weibliche Ausführungsgang sich aber dennoch weiterentwickelt hat.

Einen geringeren Grad von Hermaphroditismus spurius bei Rana esculenta findet man in Fig. 35 dargestellt.

Literaturverzeichnis.

Balbiani G.: Leçons sur la génération des vertébrés, 1879.

Burow: De vasis sanguiferis ranarum. Regimonti 1834.

Friedmann Fr.: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52, pag. 248, 1898.

Leydig Fr.: Anatomisch-histologische Untersuchung über Fische und Reptilien, 1853.

Meyer, Fr.: Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitz.-Ber. der Naturf. Ges. Leipzig, 2. Jahrgang, 1875.

Pflüger, E. Fr. W.: Arch. für die ges. Physiologie, Bd. 22, 1882.

Spengel, J. W.: Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg, Bd. III, 1876.
Sumner, Fr. B.: Anatom. Anz., Bd. 9, pag. 694—695.
v. la Valette St. George, Ad.: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.

Erklärung zu Fig. 35—38 der Tafel XXXIV.

Fig. 35. Rana esculenta. ♂ 7. März 1904. Uebersichtsbild über den Verlauf des Müllerschen Ganges von der Lungenwurzel bis zur Kloake. ca = Fettkörper, cl = Kloake, h = Hoden, hsl = Wolffscher Gang, mg = Müllerscher Gang, n = Niere, nn = Nebenniere, oes = Ösophagus.
Alkohol. Vergr. vierfach.

Fig. 36. Hermaphroditismus bei Rana esculenta. Nach einer Photographie, die ich der Güte des Herrn Prof. Nussbaum verdanke.

Fig. 37. Rana esculenta. ♂ 15. April 1898. Unterer Teil des Müllerschen Ganges.
bg = Bindegewebshülle, ep = Epithel, mg = Müllerscher Gang.
Alkohol. Hämalaun. Leitz; Obj. 5, Ok. 2.

Fig. 38. Rana esculenta. ♂ 15. April 1898. Vorderes Ende des Müllerschen Ganges.
Alkohol. Hämalaun. Leitz; Obj. 5, Ok. 2.

Aus der anatomischen Anstalt zu Breslau.

Die Nervenendigungen im Musculus stapedius mit besonderer Berücksichtigung der bei der Färbung angewandten Technik.

Von

cand. med. **Paul Krebs.**

Hierzu Tafel XXXV und eine Textfigur.

Inhaltsübersicht.

A. Einleitung.

Veranlasst durch die in letzter Zeit erschienenen Arbeiten mehrerer Forscher über die verschiedensten Arten von Nervenendigungen in den einzelnen Organen der wirbellosen wie Wirbeltiere, sowie besonders angeregt durch die von der hiesigen medizinischen Fakultät ausgeschriebene Preisaufgabe: „Die Nervenendigungen im Musculus stapedius“ machte ich mir zur Aufgabe, die Nervenendigungen in diesem kleinsten Muskel möglichst nach verschiedenen Methoden zu suchen und die an diesem einen Objekte durch die verschiedenen Färbungen gewonnenen Resultate vergleichend näher ins Auge zu fassen; zumal die Forscher, soviel aus der vorliegenden Literatur hervorgeht, bis dahin nur nach der einen oder anderen Methode färbten, und ein solcher Vergleich daher nicht angestellt werden konnte.

Entgegen der Erwartung bot das kleine Objekt wegen der Reichhaltigkeit des Bindegewebes, sowie wegen des in ihm liegenden Sesambeinchens grosse Schwierigkeiten und konnte nur mit verschiedenen Modifikationen der bekannten Methylenblau- und Goldchlorid-Methode gefärbt werden, aus welchem Grunde die Technik in Nachfolgendem für sich einen Hauptabschnitt bildet.

Der mit einigen zum Drucke notwendigen Abänderungen vorliegenden Arbeit, welche ich der hiesigen Fakultät einzureichen die Ehre hatte, wurde der volle Preis zuerkannt.

Zum Studium wurde wegen der Kleinheit des Objektes der Musculus stapedius grösserer Tiere und zwar vom Kalb, Rind, Pferd und Hund benutzt; auch vom Menschen wurde derselbe einige Male zur Untersuchung herangezogen.

Bei der Färbung wurden die verschiedensten Methoden angewendet, von denen jedoch viele versagten, so die Shilersche reine und mit Bezug auf Mazerations- wie Färbungs-Flüssigkeit und Zeitdauer der Behandlung vielfach modifizierte Hämatoxylin-Färbung, obgleich mir diese an Muskeln von rana esculenta klare Bilder lieferte. Auch die Golgische Chromsilbermethode blieb trotz vieler Versuche mit allen ihren Modifikationen resultatlos. Nur allein die Ehrlichsche intravitale Methylenblau- sowie die Goldchlorid-Färbung lieferten gute und deutliche Präparate.

B. Technik.

I. Die Ehrlichsche intravitale Methylenblaumethode, wie sie Dogiel (1) angibt, war der Ausgangspunkt der Versuche. Wegen der Kostspieligkeit des lebenden Materials musste jedoch von vornherein von der Injektion der Farbelösung in die Blutbahn Abstand genommen und die Färbung an dem bereits herauspräparierten Objekte vorgenommen werden. Um nun eine möglichst intravitale Färbung zu Wege zu bringen, wurden auf dem hiesigen Schlachthofe aus frisch geschlachteten gut ausgebluteten Tieren die Muskeln möglichst schnell herauspräpariert. Dieses geschah auf folgende Weise. Nachdem mit einer Knochenschere der processus mastoideus eröffnet worden war, wurden die Zwischenwände der cellulae mastoideae bis auf den canalis facialis Fallopii hinweggeräumt. Hierauf wurde der äussere Gehörgang bis zum Trommelfelle abgemeisselt, so dass nach

Wegräumung auch des Trommelfelles, Hammers und Ambosses, der Steigbügel an seiner Sehne hängen blieb. Nunmehr wurde in den canalis facialis eingedrungen, das diesen von der Höhle des musculus stapedius trennende Septum durchbrochen und der musculus stapedius selbst mit einer stumpfen Nadel von seiner knöchernen Umhüllung losgehebelt. Die Präparate mussten grösstenteils unter der Lupe herausgearbeitet werden. Köpfe von jungen Tieren wurden bevorzugt, einmal wegen der leichteren Präparation des sonst sehr schwer unverletzt zu erhaltenden Muskels, andererseits aber auch, weil Präparate von jungen Tieren sich leichter färbten.

Wurde genau nach Dogiels (1) Vorschrift gefärbt, d. h. das Objekt auf Glaswolle in eine Glasschale gelegt und bei 37⁰ C. im Thermostaten zuerst mit einer $^1/_4$—$^1/_8$ prozentigen und dann von Zeit zu Zeit mit einer $^1/_{15}$ prozentigen Methylenblaulösung angefeuchtet, so war auch bei der peinlichsten Sorgfalt, die Randzone, besonders aber die zu unterst liegende Hälfte stark überfärbt, während die innere Partie zumeist keine Spur von Färbung aufwies, so dass nur selten und dann noch sehr undeutliche Bilder von grösseren Nervenstämmen und deren Verästelungen hervortraten. Nervenendigungen konnten auf diese Weise mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden. Es musste nun versucht werden, das ganze Präparat mit einer möglichst schwachen Methylenblaulösung tunlichst gleichmässig und gleichzeitig zu imbibieren. Dieses gelang nach mannigfachen Misserfolgen und Versuchen durch folgende Modifikation.

Die Präparate wurden auf dem Schlachthofe in ein Schälchen mit $^1/_{15}$ prozentiger Methylenblaulösung die auf ca. 37⁰ C. erwärmt war, gelegt. Hierin wurden sie gut verschlossen und möglichst vor Abkühlung geschützt zur weiteren Bearbeitung in das Laboratorium gebracht. Das Schälchen wurde nun auf ein Wasserbad von ca. 40⁰ C. und mit diesem in ein Vakuum gesetzt. Letzteres wurde vermittels einer Wasserluftpumpe in einem Exfikator hergestellt. Unter allmählich ansteigendem Wasserdrucke blieben die Objekte ca. 25 Minuten im Vakuum. Bläschen, die den Präparaten entströmten, zeigten, dass die Lösung eindringe. Nun wurden die Objekte herausgenommen und sofort auf ein mit einem gazeartigen Baumwollengewebe überspanntes Becherglas

gebracht, in das, um die Austrocknung der Objekte zu verhindern, etwas physiologische Kochsalzlösung gegossen war. Dieses Becherglas wurde bei ca. 37° C. im Thermostaten gehalten und mit einem grösseren Becherglase so überstülpt, dass Luft freien Zutritt zu den Präparaten hatte. Von Zeit zu Zeit wurden diese mit einer 1/20 prozentigen Methylenblaulösung angefeuchtet. Bildeten sich Tropfen von überschüssiger Lösung, so wurden dieselben bald von dem Baumwollengewebe aufgesogen, wodurch eine Überfärbung auf der Unterseite vermieden wurde. Die Lösung zum Anfeuchten stand stets neben den Objekten im Thermostaten, damit eine Temperaturschwankung beim Anfeuchten ausgeschlossen und so dem lebenden Gewebe möglichst ähnliche Verhältnisse geschaffen wurden. Auf diese Weise wurden die Objekte ca. 2—2½ Stunden gefärbt.

Von der Fixierung in pikrinsaurem Ammonium musste von vornherein abgesehen werden, da es ganz unmöglich war, die kleinen, überaus festen und bindegewebsreichen Muskeln mechanisch auch nur annähernd so weit zu isolieren, wie es zu einer, wenn auch nur oberflächlichen Betrachtung, notwendig gewesen wäre. Eine Isolierung auf chemischem Wege verbot sich wegen der damit verbundenen Schädigung der Färbung von selbst. Die Fixierung der Objekte wurde daher mit einer 7 prozentigen molyldänsauren Ammoniumlösung, die bis auf 0° C. abgekühlt war, vorgenommen. Dieser Fixierungsflüssigkeit wurde nach Bethes Vorschrift, um ihr eine oxidierende Wirkung zu geben, welche eine intensive Färbung der Nerven verursacht, auf je 10 ccm 1 ccm H_2O_2 und ein Tropfen HCl hinzugefügt. Das Volumen der Fixierungsflüssigkeit übertraf das der Objekte um das ca. 150—200 fache. Objekte, die in reiner molyldänsaurer Ammoniumlösung, d. h. ohne Zusatz von H_2O_2 und HCl fixiert waren, wie Dogiel es in der Enzyklopädie für mikroskopische Technik empfiehlt, waren, obgleich sie vollständig gleichmässig und gleichzeitig wie die nach Bethe behandelt wurden, nicht brauchbar. Sie zeigten meistens eine diffuse Färbung aller Gewebselemente mit einer nur schwachen Hervorhebung der Nerven. Nervenendigungen waren nur selten zu sehen. Dieser Unterschied in den Resultaten lässt sich wohl dadurch erklären, dass bei der Durchtränkung der Objekte mit der Methylenblaulösung im Vakuum der zur Färbung nötige Sauerstoff der Luft fehlte, oder nur sehr

spärlich vorhanden war, nun aber durch die oxidierende Wirkung des H_2O_2 in der Fixierungsflüssigkeit bei den einen Objekten ersetzt wurde, während diese Wirkung bei den anderen, ohne H_2O_2 fixierten Objekten, ausblieb.

In der Fixirungsflüssigkeit verblieben die Objekte ca. 12 Stunden, worauf sie in fliessendem, destilierten Wasser ca. eine Stunde gut ausgewaschen wurden; darauf kamen sie zur Entwässerung auf eine Stunde in 75 prozentigen und auf eine weitere Stunde in 96 prozentigen Alkohol. Hierauf wurden sie durch Bergamottöl in Xylol gebracht und nun unter der Luftpumpe in Paraffin eingebettet. Die Einbettung wurde unter der Luftpumpe vorgenommen, weil hierdurch die Durchtränkung eine bedeutend schnellere und vollständigere ist, und die Überführung durch Chloroform und Chloroformparaffin umgangen wird, welche bei den Kontrollpräparaten auf die Färbung schädlich eingewirkt zu haben schien. Man nimmt an, dass die Anwendung von zu reichlichen Flüssigkeitsmengen die Farbe ausspüle.

15 bis 20 μ dicke Schnitte zeigten zerstreut motorische Nervenendigungen, bei dickeren Schnitten, welche Übersichtsbilder liefern sollten, war das Gesichtsfeld meistens so verdunkelt, dass die Nerven nur angedeutet waren. Um nun gute Übersichtsbilder zu erhalten, wurde ein kleiner Kunstgriff angewendet. Die Schnitte nämlich, welche eine grössere Anzahl von Nervenendigungen im Zusammenhange mit den Nervenstämmchen enthalten sollten, wurden, ca. 30 μ stark durch Xylol vom Paraffin befreit und auf ungefähr acht Tage in dickflüssiges Damarharz gebracht, damit sie davon gut durchzogen und aufgehellt würden. Ein Zerfallen der Schnitte ist wegen des Bindegewebsreichtumes nicht zu befürchten, zumal auch die vorherige Behandlung mit Bergamottöl die Präparate vor Sprödigkeit schützt. Nach dieser Zeit wurden die Schnitte mit dem Spatel auf eine weisse, ganz glatte Porzellanplatte übertragen und, nachdem sie sorgfältigst entfaltet waren, durch Rollen eines glatten, reinen Glasstäbchens, welches stets mit Xylol angefeuchtet war, unter leichtem Drucke ausgebreitet. Auf diese Weise wurden überraschend klare Bilder grösserer Nervenstämme mit deren Ästchen erhalten, an welchen die Nervenendigungen zahlreich und deutlich hervortreten. Dass die Nervenendigungen durch das Ausrollen der Schnitte bei

mässigem Drucke nicht gelitten hatten, lehrte ein Vergleich mit den Bildern ungewalzter Schnitte.

Von einer Entkalkung des in dem musculus stapedius vorkommenden Sesambeinchens musste abgesehen werden, da die Färbung, trotz der verschiedensten Methoden, die dabei eingeschlagen wurden, entschieden litt. Es blieb daher nur übrig, die Unannehmlichkeiten dieses kleinen Hindernisses mit in den Kauf zu nehmen. Leider wurden viele Präparate dadurch verdorben oder entstellt, dass Partikelchen dieses Knochens beim Schneiden in die Gewebe gepresst wurden.

II. Die Goldchloridmethode war, wie bereits einleitend bemerkt wurde, die zweite Methode, welche positive Resultate ergab.

Die ersten Versuche nach dieser Richtung hin wurden, angeregt durch die Arbeit von Grabower 12, nach der von ihm auch benutzten Löwit-Bremerschen Methode mit und ohne die von ihm empfohlenen Modifikationen bezüglich der Konzentration des Goldchlorides und der Zeitdauer der Einwirkung desselben wiederholt gemacht, leider aber ohne Erfolg beim musculus stapedius; während gleichmässig bearbeitete Kontrollpräparate von anderen Muskeln deutliche Bilder gaben. Es wurde nun nach den verschiedensten Methoden gearbeitet, so nach der einfachen Cohnheimschen, nach der von Fischer, Golgi, Retzius, Mays, Pianese, Ranvier und auch nach der Apathyschen Nachvergoldung, aber stets mit demselben negativen Resultate. Der Erfolg scheiterte wohl zumeist an der Schwierigkeit, das bindegewebsreiche Objekt genügend zu isolieren. Es wurde daher versucht, Schnitte anzufertigen, und zwar Paraffin- und Celloidin-Schnitte, jedoch ohne Erfolg, denn, wenn die Färbung der Präparate gelungen zu sein schien, so verdeckten bei diesen Schnitten, bei denen die Gewebe durch das Einbetten meistens etwas geschrumpft waren, die vielen Kerne der Scheide des ausserordentlich dichten, intermuskulären Nervenplexus das ganze Bild so stark, dass an eine Differenzierung der einzelnen Elemente nicht zu denken war. Andererseits aber waren die äusseren Partien stets überfärbt, während die Mitte des Präparates fast keine Färbung erkennen liess. Dieser Umstand ist wohl dadurch zu erklären, dass teils durch das dem

Muskel stets anhaftende Endost das Eindringen des Goldchlorides verhindert oder vielmehr verzögert wurde, und andererseits gerade durch das langsame Eindringen durch diese Membran die Eiweisssubstanz in der Peripherie des Muskels mehr Zeit zur Coagulation durch das Goldchlorid hatte, als unter gewöhnlichen Verhältnissen, wodurch dann wiederum das Vordringen des Goldchlorides nach dem Zentrum des Objektes unmöglich war. Wurden, um diesem Umstande abzuhelfen, vor der Imprägnierung mit Goldchlorid, Schnitte mit dem Gefriermikrotome oder dem Rasiermesser angefertigt, so zerfielen dieselben, wenn sie so dünn hergestellt waren, dass es möglich gewesen wäre, sie nach der Färbung gleich zu betrachten; andererseits waren die Bilder zu jedem genaueren Studium zu dunkel, wenn die Schnitte dicker angefertigt wurden. Es musste die Isolierung daher auf chemischem Wege bewerkstelligt, oder auf diese Weise die mechanische Isolierung mindestens erleichtert werden. Durch die Behandlung mit den verschiedensten Mazerationsflüssigkeiten und Säuren wurden jedoch die Bilder grösstenteils zerstört. Deshalb wurde der Versuch gemacht die Reduktion des Goldchlorides mit einer möglichst ausgiebigen Mazeration des Bindegewebes zu vereinigen. Dieses gelang mit Hülfe verdünnter Salzsäure unter gleizeitiger Anwendung höherer Wärmegrade. Die Salzsäure gab, da sie auf die Kerne destruierend einwirkt, mässig angewandt, ein gutes Differenzierungsmittel ab.

Die Objekte wurden demnach wie folgt behandelt: ca. 20 Stunden nach dem Tode des Tieres wurden die Muskeln in der bereits oben geschilderten Weise herauspräpariert und in ein Gemisch von 1 Vol. Teil Ameisensäure und 3 Vol. Teilen Wasser gebracht, worin sie ca. 5 Minuten verblieben. Während dieser Zeit wurden sie mit einem Glasstäbchen dünn ausgewalzt. Die Objekte wurden dabei transparent. Hierauf kamen sie im Dunkeln in eine Lösung von 4 Vol. Teilen $^{1}/_{2}$ prozentigem aurum chloratum fuscum, welches in einer hellen Flasche tagelang dem Sonnenlichte ausgesetzt gewesen war, und 1 Vol. Teil Ameisensäure. Dieses Gemisch war vorher zum Sieden gebracht und wieder abgekühlt worden, eine Maßregel, welche nach Ranvier die elektive Wirkung des Goldes auf die Nerven, sowie eine grössere Reduktionsfähigkeit desselben bewirken soll. Das vorherige Sonnen des Goldchlorides hat nach

Apathy denselben Zweck. In dieser Flüssigkeit wurden nun die Präparate in einen Exfikator gebracht und dieser durch eine Wasserluftpumpe recht schnell und so lange evakuiert, bis keine Bläschen mehr aus den Objekten aufstiegen. Darauf wurden sie, stets unter Lichtabschluss in eine Lösung von 1 Vol. Teil Ameisensäure und 3 Vol. Teilen Wasser gebracht, worin die Reduktion allmählich vor sich ging. Die Präparate nahmen hierbei zuerst eine rosa, dann eine dunkelrote und schliesslich eine violette Farbe an. Die vollständige Reduktion wurde jedoch in dieser Lösung nicht abgewartet, sondern die Objekte kamen bereits nach 8 bis 10 Stunden in ein Gemisch von Wasser und Salzsäure, und zwar in dem Verhältnisse von 250 : 1. In dieser Lösung wurden sie nun einige Male bis zum Sieden erhitzt und schliesslich in reinem Wasser aufgekocht, um die Säure zu entfernen. Nach einem jedesmaligen Erhitzen wurde die Flüssigkeit möglichst bis auf 0° C. abgekühlt; eine Maßregel, durch welche das im kochenden, angesäuerten Wasser in Leim verwandelte Bindegewebe seine Zähigkeit und Klebefähigkeit einbüsst. Es durfte jedoch durch zu häufiges Aufkochen die Mazeration nicht zu weit getrieben werden, da dadurch die Reduktion des Goldchlorides zu stark wurde, und das Gold in schwarzen Körnchen das ganze Präparat verdunkelte. Ein Maßstab für die genügend starke Reduktion war die Verfärbung der Präparate aus dem Dunkelvioletten ins Dunkelbraune. Sobald beim Kochen die Präparate dunkelbraun geworden waren, wurde die Reduktion durch Überführung der Muskeln in 75 prozentigen Alkohol unterbrochen, in dem sie 48 Stunden verblieben. Jedoch auch bei der peinlichsten Sorgfalt war es nie mit Bestimmtheit voraus zu sehen, dass die Reduktion auch gut zu Ende geführt und sicher gute Resultate erzielt waren, ein Umstand, der wohl der Launenhaftigkeit der Goldmethode grösstenteils zugeschrieben werden muss. Recht oft verderben aber auch die gut gelungenen Präparate noch nachträglich während des Aufenthaltes im Alkohol, trotz völligen Lichtabschlusses. Aus dem Alkohol kamen sie auf 2 bis 3 Wochen in 20 prozentiges ameisensaures Glyzerin, wo sie etwas entfärbt und auch noch weiter mazerirt wurden. Auf diese Weise reduzierte und mazerirte Präparate waren jedoch noch lange nicht so leicht zu isolieren, wie jeder andere beliebige quergestreifte Muskel von Säugern. der nach der gewöhnlichen Löwitschen

Methode behandelt worden war. Die Objekte wurden daher zuerst zwischen zwei Objektträgern gepresst und nachdem sie breitgedrückt waren mit Nadeln zerzupft.

C. Ergebnisse.

I. Bei der Durchmusterung der mit Methylenblau angefertigten Präparate zeigte sich, dass der aus sehr kleinen Fasern zusammengesetzte musculus stapedius sehr stark von Nervengeflechten durchzogen ist, was besonders bei Querschnitten auffällt. Von Nervenendigungen sieht man in dem Muskel selbst:

1. motorische Endapparate. Diese zeigen den typischen Charakter der bereits von Dogiel (1, 2), Huber (16) und anderen Autoren mit der Methylenblaufärbung gefundenen und von ihnen beschriebenen Endverästlungen. Solche motorische Nervenendigungen sind in den Fig. 1—5 wiedergegeben.

Fig. 1 ist einem Schnitte entnommen bei dem an einer Stelle nur einzelne Muskelfasern der Länge nach getroffen sind. Die Nerven und Nervenendigungen treten hierdurch deutlich hervor, so dass man besonders an diesem Präparate ein klares Übersichtsbild über einen grösseren Nervenplexus und über ca. 20 motorische Nervenendigungen erhält. Von links und rechts her treten je ein grösserer Nervenstamm an die Muskelfasern heran. Sie zerteilen sich im Bereiche derselben in Äste und diese wiederum in Zweige, die miteinander anastomosieren. Aus diesem so entstandenen Plexus entspringen feine, nur aus einer Faser bestehende Ästchen, die an die Muskelfasern herantreten und sich dort als Endigungen ausbreiten. Anscheinend erhält eine jede Muskelfaser ihr eigenes Ästchen. Zwischen den von links und rechts her kommenden Nervenstämmen sind ebenfalls deutliche Anastomosen zu erkennen.

An der Stelle, an welcher der Nerv an die Muskelfaser herantritt, um sich an derselben als Endigung auszubreiten, sieht man bei stärkeren Vergrösserungen mitunter eine Erhebung, den schon von dem französischen Forscher Doyère (13) im Jahre 1840 an Muskeln von Arctiscoide beschriebenen Nervenhügel, nach ihm Doyèrescher Hügel benannt. Die Endigungen selbst, welche als direkte Fortsätze des Achsenzylinders zu erkennen und wie dieser in gut gelungenen Präparaten tief blau gefärbt sind, zeigen grösstenteils eine baumartige Verästlung, bei der jedoch nicht

selten die einzelnen Zweige untereinander bald durch feine Fäden, bald durch gröbere Brücken anastomosieren, sodass man bei seinen Endverästlungen oft ein netzartiges Gebilde zu sehen bekommt (Fig. 2). Eine Struktur der einzelnen Endäste ist auch mit den stärksten Vergrösserungen nicht nachweisbar; vielmehr haben sie dasselbe homogene Aussehen, wie der Achsenzylinder selbst. Zwischen und um die Endverästlungen herum sieht man bisweilen Anhäufungen von kleinen Körnchen, besonders bei feinmaschigen Endnetzen, die oft so fein verteilt sind, dass man einen nebelartigen Hof um die Endigung erblickt. Es sind diese Körnelungen bereits von Cuccati (15), Retzius (17), Kühne (18, 19), Feist (20) und andere Autoren beschrieben worden.

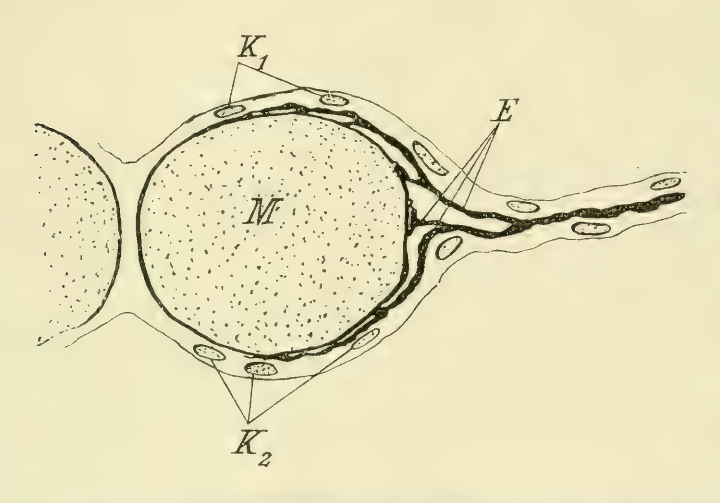
Ferner fanden sich feine Ausläufer, die von der Nervenendigung ausgehend in das Sarkoplasma eindringen, eine bereits von Alex Foettinger (23) nachgewiesene, dann auch von Bremer (21), Gerlach (36), Grabower (12) mit der Goldchloridfärbung bestätigt gefundene Tatsache. Figur 3 zeigt diese Ausläufer. Dieselben gehen direkt aus der Endplatte hervor und sind ebenso wie der Achsenzylinder gefärbt. Man sieht sie bereits bei ca. 400 facher Vergrösserung; ganz deutlich werden sie bei Beobachtung mit der Öl-Immersion. Dass man diese Beobachtung nicht bei allen motorischen Endplatten macht, liegt wohl nicht zum geringsten Teile daran, dass wir die Färbungen noch lange nicht derart in unserer Macht haben, dass wir auch gewiss sind, stets alles gefärbt zu haben und uns oft auf Zufälligkeiten verlassen müssen, zumal bei so zarten Gebilden und auf einem Gebiete der Histologie, von dem Kühne sagt, dass es zu den schwierigsten im Bereiche der histologischen Forschung gehöre. Auch bietet sich nicht jede Endigung dem Beobachter so günstig, dass die etwa gefärbten Ausläufer stets gesehen werden könnten.

Die Nervenscheiden sind bei der einfachen Methylenblaufärbung nicht zu sehen. Da dieselben jedoch zur Erörterung der Fragen, ob die Nervenendigungen auf oder unter dem Sarkolemm liegen, resp. ob das Neurilemm kontinuierlich in das Sarkolemm übergehe, oder auch die ganze Nervenendigung in einer sackartigen Erweiterung, wie Krause (25) es meint, überziehe, zu Gesicht gebracht werden mussten, wurde bei besonders dünnen Schnitten die Gegenfärbung mit Alaunkarmin vorgenommen und so die Kerne der Scheide und damit auch deren Lage zum End-

apparate sichtbar gemacht. Figur 3 ist aus einem Schnitte entnommen, der parallel zur Muskelfaser geführt war, sie stellt eine an ziemlich isolierter Stelle liegende, motorische Endigung im Profil dar. Die Muskelfaser ist aus irgend einem Grunde gerissen und hat sich im Sarkolemmschlauche beiderseits zurückgezogen. Scharf an der einen Abrissstelle liegt die motorische Endigung der Muskelfaser an. Man sieht, dass den in die Endplatte endigenden Nerv beiderseits deutliche ovale Kerne begleiten, die Kerne der Nervenscheide. Dieselben gehen nach der Abrissstelle der Muskelsubstanz zu über die motorische Endigung hinweg, und zwar liegen sie mit ihrer Längsachse in der Richtung der Muskelfaser. Die Kerne müssten aber auch unter der Endplatte sichtbar sein, wenn Krause (25), wie bereits oben erwähnt, Recht hätte, oder, wenn, wie Chr. Shiler (37) behauptet, das Neurilemm die Nervenendigung vollständig umschlösse. Solche Kerne aber, die unter der Endigung liegen, wurden weder bei diesem noch bei anderen Längsschnitten gesehen. Auch die angefertigten Querschnitte, von denen einige in den Figuren 4 und 5 abgebildet sind, lassen solche Kerne gänzlich vermissen. Die Muskelsubstanz weicht bei einzelnen Präparaten sogar etwas zurück, so dass die Nervenendigung der Muskelsubstanz nicht nur direkt anliegt, sondern sich gewissermassen in sie hineinschiebt (Fig. 5). Dunkle, rosa gefärbte, zumeist nicht scharf umschriebene, unter der Endigung erscheinende Stellen entpuppen sich beim Gebrauche der Mikrometerschraube als nicht direkt unter der Endigung, d. h. zwischen der Muskelfaser M und den Endästen E gelagerte Kerne, sondern als solche, die auf der oberen und unteren Seite der Muskelfaser die diese umfassenden Nervenendäste begleiten. Sie kommen daher deutlich zu Gesicht, wenn man die untere Fläche des Präparates mit den Kernen K_2 einstellt, und verschwinden, oder werden undeutlicher, wenn man die obere Fläche mit den Kernen K_1 betrachtet (siehe Textfigur).

Shiler (37) führt in seiner bereits oben erwähnten Arbeit weiter aus: „Ich sagte mir, wenn die Endigungen auf dem Sarkolemm liegen, sollte es gelingen können, dieselben durch Hin- und Herschieben des Deckglases abzustreifen.“ Um nun die am musculus stapedius gemachten Beobachtungen noch nach dieser Richtung hin zu prüfen, wurden Froschmuskeln genau nach Shilers Vorschrift behandelt; es konnten jedoch Präparate, wie

sie dieser Autor als beweisend für die epilemmale Lage beschreibt, auch bei der peinlichsten Befolgung seiner Vorschriften, nicht erzielt werden. Alle, auch an solchen Präparaten gemachten Beobachtungen sprachen für die hypolemmale Lage, worauf ich in einer späteren Abhandlung noch zurückkommen werde. Shiler selbst hat solche total abgelösten Endigungen nur einmal herstellen können. Er sagt darüber: „Ich hatte in diesem Falle die Muskelfaser ziemlich stark mit Essigsäure behandelt und dann das Deckglas über die Endigung hin und her geschoben. Doch kann ich nicht nach Belieben solche Präparate erzielen.“



Auch gewisse charakteristische Veränderungen der Muskelfaser sind mitunter an der Ansatzstelle des Nervenendapparates zu sehen. Grabower (12) schreibt darüber: „Bei einem Endhügel sieht man, wie um die Endigung herum die Muskelfasern halbkreisförmig verlaufen“, eine Beobachtung, die sich sowohl an Methylenblau-, wie an Goldchlorid-Präparaten bestätigte.

2. An sensiblen Endapparaten wurden uneingekapselte und eingekapselte gefunden (Figur 6—8). Figur 6 zeigt eine dicke markhaltige Nervenfaser an der Grenze des Muskelgewebes und der Sehne des Sesambeines, doch bereits in der Sehne selbst liegend. Diese Nervenfaser teilt sich mehrere Male dipotomisch, und jeder Ast zerfällt wiederum in kleinere Ästchen, welch' letztere sich abermals in immer kleinere

Zweige spalten. An den äussersten Spitzen der kleinsten Zweige befinden sich teils zackige, teils runde, teils gelappte, blattartige Endknöspchen, sodass das Ganze das Aussehen eines breitkronigen, vielverästelten, belaubten Baumes gewährt. Bei genauer Beobachtung fällt auf, dass die Blättchen oft untereinander anastomosieren. Dogiel (2) beschreibt ähnliche Endigungen. Nach seiner Beobachtung liegen diese beim musculus transversus abdominis und beim musculus rectus abdominis jedoch nicht direkt im Sehnengewebe selbst, sondern sie verbreiten sich erst in den Bindegewebssepten zwischen den Muskeln, nachdem der Nerv das Sehnengewebe durchlaufen hat, wie seine Figuren 11, 12 und 13 es zeigen. Sensible Nervenendigungen von ganz ähnlichem Typus fand Dogiel auch unmittelbar unter dem Pericardendothel am Vorhofe eines Katzenherzens.

Figur 7 zeigt ebenfalls eine markhaltige Nervenfaser, die jedoch in ihrem Verlaufe, sowie in ihrer Ausbreitung ein anderes Bild zeigt. Die Nervenfaser, die aus einem dicken Nerven stammt, durchquert das Sehnengewebe der eigentlichen Sehne des musculus stapedius bis zur Grenze zwischen Muskel und Sehnengewebe. Hier breitet sie sich ebenfalls aus, aber nicht direkt in der Sehne, sondern bereits in dem Bindegewebsseptum des musculus stapedius. Die Endigung selbst erhält hierdurch eine langgestreckte Form, während die vorhin beschriebene eine breite Krone hatte. Auch erscheinen die Endknöspchen mehr abgerundet und kleiner. Ob jedoch diese Endigungen reine Sehnenendigungen sind, oder in dem Bindegewebe der Sehnen liegen, konnte nicht festgestellt werden. Beide Endapparate haben keine Kapsel.

Figur 8 zeigt dagegen einen eingekapselten, sensibeln Endapparat, der einige Ähnlichkeit mit den Vater-Pacinischen Körperchen hat und aller Wahrscheinlichkeit nach den Sehnenkörperchen, welche Ruffini (26) und Timofeew (27) an dem Übergange von Muskel- und Sehnen-Gewebe nachgewiesen haben, entspricht. Die markhaltige, auffällig dicke Nervenfaser, die in dieses Körperchen endigt, hat sehr deutlich hervortretende, aber in weiten Zwischenräumen voneinander liegende Schnürringe. Sie zweigt sich noch im Bereiche des Muskelgewebes von einem starken Nervenstamme ab, durchzieht eine Strecke weit gegen die Randpartie des Muskelgewebes hin das intermuskuläre Bindegewebe und endet hart an der Grenze zwischen

Muskel und Sehne als Endkolben in einer Kapsel, die aus vielen konzentrischen Bindegewebslamellen zusammengesetzt ist. Nach Eintritt in diese Kapsel verliert die Faser ihr Mark und durchkreuzt nach mehreren Richtungen hin den Innenraum der Kapsel, bald Knötchen bildend, bald sich fadenförmig verdünnend, bald feinere, bald gröbere Anastomosen zeigend.

3. Auch Gefässnerven konnten im musculus stapedius mit der Methylenblau-Methode nachgewiesen werden. Figur 9 zeigt solche Nerven. Dieselben sind so angeordnet, dass von zwei Hauptsträngen aus die neben den Gefässen laufen, das Gefäss durch kleine und kleinste Ästchen netzartig umstrickt wird. Diese Netzfädchen sind mit kleinen Knötchen besetzt, sodass das Ganze das Aussehen eines Geflechtes aus Perlschnüren macht. Wie diese Nerven jedoch mit den einzelnen Geweben der Gefässe in Verbindung stehen, konnte leider nicht nachgewiesen werden.

II. Durch die Goldchloridmethode erhaltene Präparate zeigten:

1. motorische Nervenendigungen von demselben Typus, wie sie bereits von vielen Autoren Kühne (18, 19), Bremer (21), Fischer (29) u. a. m. beschrieben worden sind. Das, was dem Beschauer zuerst in die Augen fällt, ist der, bei den meisten Endigungen sehr deutlich hervortretende, bereits im ersten Teile der Arbeit genannte Doyèresche Nervenhügel. Kurz bevor der Nerv sich in die Endplatte ausbreitet, verliert er meistenteils sein Mark, verjüngt sich und verbreitert sich dann auf den Muskelfasern in kolbenartige Ausläufer, die dann nicht selten ihrerseits noch gelappte oder keulenförmige Äste abgeben. Mitunter anastomosieren diese Äste untereinander; oft aber sieht man auch einzelne ganze Zweige oder Stücke derselben, ohne jeden Zusammenhang mit den umliegenden Verästlungen (Figur 11—13), ein Umstand, den man der Launenhaftigkeit der Goldchloridfärbung zuschreiben kann, indem nämlich die Anastomose zwischen diesen Teilen nicht reduziert ist. Zwischen diesen Endausläufern, die Kühne in seinem Berichte von 1887 wegen ihrer tatsächlich oft grossen Ähnlichkeit mit einem Hirschgeweih, Endgeweih genannt hat, liegt meistens eine im Vergleich zu diesem Geweih etwas hellere, bald mehr bald weniger angehäufte Substanz, die bei Betrachtung mit starken Systemen ein feinkörniges Aus-

sehen hat. Kühne nennt diese Substanz die Plattensohle und verlegt sie unter das Geweih, während Bremer (21), Grabower (12) und andere behaupten, dass sie sich in derselben Ebene wie das Endgeweih befinde. Ob nun die eine oder die andere Ansicht die zutreffende sei, konnte an den Präparaten von musculus stapedius auch nicht entschieden werden.

Die granulierte Substanz hebt sich von der etwas heller gefärbten Muskelfaser meistens durch eine scharfe Grenze ab und gibt so der Endigung ein scharf umschriebenes, plattenähnliches Aussehen. Nicht selten sieht man die Muskelfaser am Rande der Platte noch grabenartig vertieft, so dass es den Anschein hat, als ob die Nervenendigung mit ihren Ästen die Muskelsubstanz fest umklammere (Figur 10). Auch hat an solchen Stellen die Längsstreifung der Muskelfaser oft einen bogenförmigen Verlauf, wie ein solcher bereits bei der Besprechung der Methylenblau-Präparate erwähnt wurde. Bei denjenigen Präparaten, bei denen die Mazeration durch die Salzsäure und dadurch auch die Reduktion zu weit getrieben zu sein scheint, treten die Anastomosen der Endarme oft ganz in den Hintergrund, so dass man in der Endplatte zerstreut einzelne Stücke der Endäste sieht.

Die Schwannsche Scheide tritt bei den Goldchlorid-Präparaten meistens deutlich hervor, Figur 10—15, besonders bei Präparaten die möglichst zart, d. h. mit schwacher Goldchloridlösung gefärbt sind. Bei ihnen ist denn auch gerade die hypolemmale Lage der Endigungen deutlich sichtbar. Am deutlichsten aber fällt diese Lage bei denjenigen Präparaten auf, bei denen die Reduktion noch nicht so weit vorgeschritten ist, dass die Platte in ihren Einzelheiten noch unkenntlich, jedoch schon soweit sichtbar ist, dass man ihre Grenze gegenüber der Schwannschen Scheide bereitsg enau bestimmen kann (Figur 15). Solche Präparate wurden dadurch erhalten, dass in Intervallen von etwa zwei Stunden die Reduktion bei einzelnen Objekten durch Überführung in Alkohol unterbrochen wurde.

Die Bremerschen Endolden wurden an den Präparaten von musculus stapedius nicht gefunden. Die Endigungen hatten alle ein mehr oder weniger deutlich umschriebenes plattenartiges Aussehen und zwar meistens der ovalen Form sich nähernd. Auch die von Grabower (12) beschriebenen Endkörperchen, welche er als sensible, den Meissnerschen Tast-

körperchen entsprechende Endigungen ansieht, wurden gefunden und mit den von ihm an Kehlkopfmuskeln gefärbten verglichen. Sie haben ganz das Aussehen der genannten Körperchen, sowohl was die Form als auch was die Stellung der Kerne betrifft (Figur 12). Sie konnten jedoch nicht die Überzeugung hervorrufen, dass es sich hier um etwas anderes, als um nur zufällig ganz scharf abgegrenzte und oval geformte motorische Endplatten handelt, zumal bei eingehendem Vergleiche mit anderen motorischen Endigungen alle möglichen Übergänge zwischen ausgebreiteten und ovalen Endplatten, zwischen dem ausgesprochenen Hirschgeweih und den quergestellten Kernen konstatiert werden konnten. Die quergestellten Kerne lassen sich vielleicht so erklären, dass durch die bereits erwähnte Unzuverlässigkeit der Goldfärbung die Anastomosen in der Endplatte zum Teil fortgefallen sind, und gerade die übrig gebliebenen quer liegenden Stücke von Endästen gefärbt wurden. Ferner spricht auch die Seltenheit dieser Gebilde (Grabower fand unter 500 Präparaten nur 6) gegen einen spezifischen Charakter derselben. Die Gebilde sind vielmehr motorischer Natur. An Figur 12 ist auch die mit Methylenblau gemachte Beobachtung bezüglich der nervösen Ausläufer aus der motorischen Endplatte in die Muskelsubstanz bestätigt, denn an diesem Präparate sieht man deutlich einen ebensolchen Ausläufer von einem Kerne der Platte ausgehen, der dieselbe Färbung wie der Achsenzylinder und dessen Verästlungen hat.

2. Es wurden mit der Goldchloridfärbung sensible Endorgane in den Sehnen, entsprechend den mit Methylenblau gefundenen, gefärbt (Fig. 16). Während das durch diese Figur versinnbildlichte Präparat eine Sehnenspindel im Golgischen Sinne repräsentiert, wurden in anderen Präparaten die Sehnenspindel durch Zerzupfen in ihre einzelnen Fasern zerlegt. Diese sensiblen Endigungen entsprechen ganz den mit Methylenblau gefundenen, und es gilt bei ihnen das bereits von jenen Gesagte, jedoch mit dem Unterschiede, dass die einzelnen Zweige des mit Gold gefärbten sensiblen Endapparates bedeutend graziler sind. Dieses mag jedoch durch ihre isolierte Lage bedingt sein. Auch sind es hier unstreitig Sehnennerven, da sie beim Zerzupfen der Sehne in ihre einzelnen Fasern auf diesen liegen blieben.

D. Zusammenstellung der Resultate beider Färbungen.

Die Ergebnisse der unter C. geschilderten Resultate sind kurz rekapituliert folgende:

a. Mit Methylenblau wurden gefunden, motorische, meistens netzartige Endigungen (Fig. 1—5). An einem Präparate (Fig. 3) fielen drei Ausläufer auf, die von der Nervenendigung in die Muskelsubstanz eindringen.

Durch Gegenfärbung der Scheidenkerne mit Alaunkarmin wurde die hypolemmale Lage der Endigungen nachgewiesen (Fig. 3—5).

Ferner wurden sensible uneingekapselte Endapparate in dem Sehnen- und intermuskulären Bindegewebe gesehen (Fig. 6 u. 7); ebenso ein eingekapseltes Endkörperchen an der Grenze zwischen Muskel und Sehnengewebe. Dieses hat Ähnlichkeit mit den Vater-Pacinischen Körperchen, es unterscheidet sich jedoch von diesen durch seine geringe Grösse und dünne Kapsel. Es misst im Längs- und Querdurchmesser 35 μ; die Kapsel ist zirka 8 μ stark (Fig. 8).

b. Die Goldchloridmethode ergab auch motorische Endigungen (Fig. 10—15), an denen die vorwiegend ovale Form auffällt. Eine dieser Endplatten zeigt einen Ausläufer in die Muskelsubstanz.

Die Schwannsche Scheide tritt bei dieser Methode ohne weitere Gegenfärbung deutlich hervor und lässt die hypolemmale Lage der Endigung deutlich erkennen.

Auch sensible und zwar Sehnennerven wurden mit dieser Methode nachgewiesen. Es sind dieses unstreitig Sehnennerven, da sie beim Zerzupfen der Sehne dieser fest anhaften (Fig. 16).

1. Stellt man nun einen Vergleich zwischen den am musculus stapedius und den bis dahin an anderen quergestreiften Muskeln von Säugern mit Methylenblau gefärbten Nervenendigungen an, so findet man, dass die motorischen Endigungen der Gestalt nach im wesentlichen sich gleichen, wogegen die Grösse derselben, wie auch die der Muskelfasern bedeutend verschieden ist.

Messungen hierüber am musculus stapedius und einem der Augenbewegungsmuskeln desselben Tieres ergaben die folgenden Resultate:

Tabelle I.

Motorische Endigungen im musculus stapedius, dessen Fasern durchschnittlich 25—30 μ stark sind.

Lfd. No. der Messung	Länge	Breite
	der motorischen Endigungen	
1.	14 μ	12 μ
2.	20 „	—
3.	17 „	—
4.	19 „	—
5.	16 „	—
6.	20 „	16 μ
7.	16 „	8 „
8.	21 „	12 „
9.	20 „	—
10.	20 „	—
in Sa.	183 μ	48 μ

Die Durchschnittsgrösse ist demnach für die motorischen Nervenendigungen im musculus stapedius: 18,3 μ Länge, 12 μ Breite.

Tabelle II.

Motorische Endigungen im musculus rect. sup. oculi, dessen Fasern durchschnittlich 30—45 μ stark sind.

Lfd. No. der Messung	Länge	Breite
	der motorischen Endigungen	
1.	44 μ	—
2.	36 „	24 μ
3.	40 „	—
4.	40 „	20 „
5.	48 „	20 „
6.	48 „	22 „
7.	49 „	—
8.	44 „	—
9.	42 „	—
10.	47 „	—
in Sa.	438 μ	86 μ

Die Durchschnittsgrösse ist demnach für die motorischen Nervenendigungen im musculus rect. sup. oculi: 43,8 μ Länge, 21,5 μ Breite, mithin mehr als doppelt so gross, wie die der motorischen Endigungen im musculus stapedius.

Huber, Dogiel u. a. haben bei ihren Färbungen auch Muskelspindeln vorgefunden, beim musculus stapedius wurden solche nicht gesehen. Dagegen wurden bei einem Präparate die bis dahin mit Methylenblau noch nicht gesehenen Fortsätze aus der Nervenendigung in die Muskelsubstanz eindringend nachgewiesen. Dogiel (1) schreibt, es sei ihm nicht gelungen, irgend einen anderen Zusammenhang zwischen Muskelsubstanz und Nervenendigung zu konstatieren, als den der einfachen Anlagerung.

Von direkt in der Sehne oder deren Bindegewebe mit Methylenblau gefärbten Nervenendigungen ist in der vorliegenden Literatur, soweit ersichtlich, keine Erwähnung getan. Die von Dogiel beschriebenen ähnlichen Endigungen liegen alle, wie er selbst betont, in einem gewissen Abstande von der Sehne, im intermuskulären Bindegewebe.

Die Goldpräparate vom musculus stapedius, mit denen an anderen Muskeln gewonnenen verglichen, zeigen, was die Gestalt anbelangt, keinen wesentlichen Unterschied, höchstens, dass bei dem ersteren die ovale Endplatte vorzuherrschen scheint, jedoch ist auch hier wiederum die Grösse wesentlich verschieden, was die nachfolgenden Messungen beweisen.

Tabelle III.

Motorische Endigungen im musculus stapedius, dessen Fasern durchschnittlich 30—45 μ stark sind.

Lfd. No. der Messung	Länge	Breite
	der motorischen Endigungen	
1.	32 μ	28 μ
2	44 „	24 „
3.	28 „	22 „
4.	44 „	—
5.	52 „	20 „
6.	40 „	16 „
7.	48 „	26 „
8.	48 „	26 „
9.	48 „	22 „
10.	30 „	18 „
i. Sa.	420 μ	202 μ

Die Durchschnittsgrösse ist demnach für die motorischen Nervenendigungen im musculus stapedius bei Goldpräparaten: 42 μ Länge und ca. 22 μ Breite.

Tabelle IV.

Motorische Endigungen im musculus cricoarytaenoideus post., dessen Fasern durchschnittlich 60—70 μ stark sind.

Lfd. No. der Messung	Länge	Breite
	der motorischen Endigungen	
1.	48 μ	32 μ
2.	64 „	52 „
3.	65 „	40 „
4.	52 „	40 „
5.	68 „	39 „
6.	84 „	40 „
7.	72 „	—
8.	48 „	—
9.	52 „	35 „
10.	40 „	32 „
i. Sa.	593 μ	310 μ

Die Durchschnittsgrösse ist demnach für die motorischen Nervenendigungen im musculus cricoarytaenoideus post. bei Goldpräparaten: 59,3 μ Länge und ca. 39 μ Breite, mithin bedeutend grösser als die mit derselben Methode am musculus stapedius gefundenen motorischen Endplatten.

Die sensiblen Endapparate, welche mit der Goldmethode in den Sehnen gefunden wurden, entsprechen vollständig den in der Histologie von Kölliker (33) abgebildeten Golgischen Sehnenspindeln.

2. Es dürfte nun aber auch nicht uninteressant sein, die mit den beiden Methoden an ein und demselben Objekte gemachten Erfahrungen und gewonnenen Resultate einmal vergleichend näher ins Auge zu fassen, zumal dieses, soweit aus der vorliegenden Literatur hervorgeht, noch von niemanden gemacht ist.

Was die Technik anlangt, so ergibt sich, dass die Methylenblaumethode eine bedeutend sichere und zuverlässigere ist, als

die Goldchloridmethode. Sie ist auch bei weitem nicht so kostspielig und zeitraubend.

Bezüglich der Resultate ergaben sich verschiedene Vor- und Nachteile der beiden Methoden. Betrachtet man die Präparate im allgemeinen, so zeigt sich, dass bei der Methylenblaumethode meistens nur das Nervengewebe gefärbt wird, während die anderen Gewebe garnicht, oder nur schwach tingiert werden. Das Nervengewebe tritt dadurch auffallend scharf gezeichnet hervor.

Bei der Nervenfärbung mit Goldchlorid werden nicht nur die nervösen Elemente, sondern auch die Muskelsubstanz in ihrer Quer- und Längs-Streifung gefärbt, und zwar oft in demselben Grade, wie der Achsenzylinder der Nervenfaser, wodurch das genauere Studium der Nervenendigungen leicht beeinträchtigt werden kann. Dagegen werden einige Einzelheiten, wie der Doyèresche Hügel, die Plattensohle, die Nervenscheiden durch die Goldfärbung recht deutlich, während dieselben durch die Methylenblaumethode nur äusserst selten und undeutlich zutage treten.

Stellt man nun die eigentlichen Endigungen der Achsenzylinder bei beiden Methoden gegenüber, so sehen beide zumeist wesentlich verschieden aus. Bei der Methylenblaufärbung sind die Endverästelungen grösstenteils sehr fein aber scharf gezeichnet; sie bilden nicht selten recht feinmaschige Netze. Bei einigen findet man auch keulenförmige Verdickungen der Endzweige.

Die Goldmethode zeigt in der Regel nicht so feine und distinkt gezeichnete Bilder. An den Endästen, die nur mitunter und dann in grossen Maschen anastomosieren, erweitern sich die Ausläufer stets kolbenförmig und haben im Vergleich zu den mit Methylenblau gefärbten ein plumperes Aussehen.

Die Grösse der nach der Methylenblaumethode gefärbten Nervenendigungen steht hinter der Grösse der mit Gold erhaltenen Bilder an ein und demselben Objekte durchschnittlich um die Hälfte zurück, wie es sich aus den Tabellen I und III ergibt. Diese Differenzen sind wohl dadurch zu erklären, dass die Behandlung mit Säuren, sowie die Konservierung in Glyzerin die Goldpräparate aufquellen macht, während die Methylenblaupräparate durch die Entwässerung in Alkohol und die Einbettung in Paraffin schrumpfen.

Was nun Kunstprodukte bei dieser oder jener Methode sind, wird man zu entscheiden wohl erst in der Lage sein, wenn

über die Bedingungen, von denen das Gelingen, besonders der Goldpräparate, abhängt, mehr Klarheit herrscht. Jedenfalls kann man wegen der stets gleichmässig ausfallenden Färbung mit Methylenblau diese als die zuverlässigere und durch weniger Kunstprodukte entstellte ansehen, während das, was die Vergoldung liefert, oft noch kritisch gesichtet werden muss. Aus allen diesen Gründen ist daher anzuraten, derartige Forschungen möglichst nach verschiedenen Methoden zu betreiben, da eine für die andere vikarierend eintritt und Kunstprodukte durch Vergleiche leichter ausgeschlossen werden können.

Am Schlusse meiner Auseinandersetzungen bleibt mir nur noch die angenehme Pflicht, dem Herrn Geheimen Medizinalrat Prof. Dr. Hasse, der die Aufgabe stellte, für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir die Mittel des hiesigen anatomischen Laboratoriums überliess, sowie dem Herrn Prosektor Dr. Peter und Herrn Prof. Dr. Schaper für die vielfachen Anregungen, die ich ihnen schulde, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Dogiel, A. S.: Methylenblautinktionen der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXV, 1890.
2. Derselbe: Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln und dem Centrum tendineum des Diaphragmas beim Menschen und bei Säugetieren. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 59, 1901.
3. Derselbe: Zur Frage über den feineren Bau der Herzganglien des Menschen und der Säugetiere. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 53, 1898.
4. Derselbe: Zur Frage über den Bau der Herbstschen Körperchen und die Methylenblaufixierung nach Bethe. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 66, 1893.
5. Derselbe: Die Nervenendigungen im Lidrande und in der Conjunctiva palpebr. des Menschen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 44, 1895.
6. Derselbe: Die Nervenendigungen in der Haut der äusseren Genitalorgane des Menschen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 41, 1892.
7. Derselbe: Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugetieren. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 46, 1895.
8. Derselbe: Die Nervenendigungen in der Tränendrüse der Säugetiere. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 42, 1893.
9. Derselbe: Über den Bau der Ganglien in den Geflechten des Darmes und der Gallenblase des Menschen und der Säugetiere. Archiv f. Anat. und Physiologie, 1899.

10. Derselbe: Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefässen der Säugetiere. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 52, 1898.
11. Dogiel, A. S. u. Willanen, K.: Die Beziehungen der Nerven zu den Grandryschen Körperchen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 67, 1900.
12. Grabower: Über Nervenendigungen im menschlichen Muskel. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 60, 1902.
13. Doyère: Mémoire sur les Tardigardes. Annales des Sciences naturelles. Vol. 14, 1840.
14. Perroncito, Aldo: Studi ulteriori sulla terminazione dei nervi nei muscoli a fibre striate. Dal Bollettino della Società Medico-Chirurgica de Pavia. Communic. fatta nella seduta del 4 Luglio, 1902.
15. Cuccati: Delle terminazioni nervee nei muscoli abdominali della Rana temporaria e della Rana esculenta. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys., Bd. 5, 1888.
16. Huber, G. Carl u. de Witt, Lydia: A contribution on the Motor Nerve-cudings in the Muscle-spindles. The Journal of comparat. Neurology., Bd. 7, 1898.
17. Retzius: Zur Kenntnis der motorischen Nervenendigungen. Biologische Untersuchungen, N. F., Bd. 3, 1892.
18. Kühne: Über die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven. Leipzig, 1862.
19. Derselbe: Neue Untersuchungen über motorische Nervenendigungen. Zeitschrift f. Biologie, Neue Folge, Bd. 5.
20. Feist: Beiträge zur Kenntnis der vitalen Methylenblaufärbung des Nervengewebes. Archiv f. Anat. und Physiologie, Anat. Abteil., 1890.
21. Bremer: Über die Endigungen der markhaltigen und marklosen Nerven in quergestreiften Muskeln. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 21, 1882.
22. Derselbe: Über die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Struktur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 22.
23. Foettinger, Alex: Sur les terminaisons des nerfs dans les muscules des insectes. Arch. de Biologie, T. 1, 1880.
24. Gerlach: Über das Verhältnis der nervösen und contractilen Substanz des quergestreiften Muskels. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 13, 1877.
25. Krause: Über die Endigungen der Muskelnerven. Archiv f. rat. Med., 1863.
26. Ruffini: Sur un réticule nerveux spécial et sur quelques corpuscules de Pacini qui se trouvent en connexion avec les organes musculo tendineux du chat. Arch. Ital. de Biologie, Bd. 18, 1893.
27. Timofeew, D.: Über die Endigungen der Nerven in den männlichen Geschlechtsorganen der Säugetiere und des Menschen. Diss., Kasan, 1896.
28. Kollaschewski: Beiträge zur Histologie der Leber. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 13.
29. Fischer: Über die Nervenendigungen im quergestreiften Muskel der Wirbeltiere. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 13.

30. Mays: Histo-physiologische Untersuchungen über die Verbreitung der Nerven in den Muskeln. Zeitschrift f. Biologie, Bd. II, 1884.
31. Derselbe: Über die Entwicklung der motorischen Nervenendigungen. Zeitschrift f. Biologie, Bd. 11, 1893.
32. Kölliker: Zeitschrift f. w. Zoologie, Bd. 12, 1862.
33. Derselbe: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Aufl. VI, Bd. 1.
34. Derselbe: Golgische Sehnenspindeln vom Kaninchen. Verhandl. d. anat. Gesellsch., 1889.
35. Kerschner: Beiträge zur Kenntnis der sensiblen Endorgane. Anat. Anzeiger, Bd. 3, 1888.
36. Gerlach: Das Verhältnis der Nerven zu den willkürlichen Muskeln der Wirbeltiere. Sitzgsber. d. phys. med. Sozietät zu Erlangen, Heft 5, 1873.
37. Shiler, Christian: Neue Untersuchungen über die Nerven der Muskeln mit besonderer Berücksichtigung umstrittener Fragen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 68, 1900.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXV.

Die Zeichnungen sind von mir mit Zuhilfenahme des Leitzschen Zeichenokulars entworfen.

Fig. 1. Übersichtsbild zweier Nervenstämmchen mit ca. 20 motorischen Nervenendigungen in Methylenblau. Leitz Okul. IV; Obj. 6.

Fig. 2. Eine motorische Nervenendigung aus Fig. 1 vergrössert. Leitz Okul. IV; 1/12 Ölim.

Fig. 3—5. Motorische Nervenendigungen in Methylenblau mit Gegenfärbung in Alaunkarmin. Bei Fig. 3 sind drei Ausläufer in die Muskelsubstanz sichtbar. Okul. IV; 1/12 Ölim.

Fig. 6 und 7. Uneingekapselte sensible Nervenendigungen. Methylenblau. Okul. IV; Obj. 3.

Fig. 8. Eingekapselte sensible Nervenendigung. Methylenblau. Okul. IV; 1/12 Ölim.

Fig. 9. Nervenausbreitung an einem Gefässe. Methylenblau. Okul. IV; Obj. 3.

Fig. 10—15. Motoriche Nervenendigungen mit Goldchlorid gefärbt. Bei Fig. 12 ist ein Ausläufer in die Muskelsubstanz sichtbar. Okul. III; 1/12 Ölim.

Fig. 16. Sensible Nervenendigung mit Goldchlorid gefärbt. Okul. IV; Obj. 6.

(Aus dem pathologischen Laboratorium der McGill University, Montreal, Canada).

Über hypertrophische Vorgänge bei der Follikelatresie nebst Bemerkungen über die Oocyten in den Markssträngen und über Teilungserscheinungen am Ei im Ovarium des Meerschweinchens.[1]

Von

Leo Loeb.

Hierzu Tafel XXXVI.

In einer früheren Arbeit[2]) beschrieb ich die Follikelatresie beim Meerschweinchen und insbesondere die progressiven Vorgänge im Ei, die so häufig mit der Follikelatresie verbunden sind. In Fortsetzung dieser Untersuchungen fand ich in zehn Ovarien junger Meerschweinchen und in dem eines Meerschweinchens von unbekanntem Alter gewisse Bildungen, die ich bisher nicht beschrieben fand und welche wahrscheinlich durch hypertrophische Vorgänge bei der Follikelatresie zustande kommen.

Es handelt sich um ovale oder auch rundliche Körper, meist von der Grösse eines Follikels. Wenn auch gewisse Variationen in ihrer Struktur vorkommen, so sind doch gewisse Charaktere allen diesen Gebilden gemeinsam. In der Mitte dieser Körper finden wir eine Höhle, deren Grösse wechselt. Diese Höhle wird von Zellen begrenzt, die häufig eine regelmässige kubische oder zylindrische Form haben. An anderen Stellen können sie hingegen flach oder sogar spindelförmig sein mit lang ausgezogenen dünnen Fasern an beiden Enden. Das Protoplasma dieser Zellen ist häufig vakuolisiert und enthält zuweilen gelbes Pigment. Die zentrale Höhle kann ferner mit solchen isolierten Zellen mehr oder weniger gefüllt sein. Sie können Riesenzellen mit vier oder fünf Kernen bilden. In anderen Fällen wachsen Reihen solcher

[1]) Diese Untersuchungen, welche bereits vor mehreren Jahren anderswo begonnen worden waren, wurden mit Unterstützung aus dem Research Fellowship Fund der McGill University abgeschlossen.

[2]) On progressive changes in the Ova in mammalian ovaries. Journal of medic. Research Vol. I. 1901.

Zellen als Papillen in die zentrale Höhle. In einigen Präparaten kann man sehen, dass diese Zellen nicht durch Desquamation in die zentrale Höhle geraten, sondern dass dieser Vorgang auf einem papillären Einwachsen dieser Zellen beruht.

Das Zentrum dieser Papillen kann durch eine zweite Art von Zellen gebildet werden, welche sonst in der Peripherie der follikelartigen Körper nach aussen von den erst beschriebenen Zellen liegen. Zuweilen finden sich auch Capillaren in der Mitte der Papillen. In der Wand dieser Körper stossen entweder beide Zellarten direkt aneinander, oder sie sind durch eine protoplasmatische Masse mit fibrillärem Charakter verbunden. In anderen Fällen sind sie durch eine hyaline Schicht voneinander getrennt.

Die Grösse dieser zweiten Art von Zellen, die peripher von den kubischen (oder zylindrischen) Zellen liegen, wechselt. Sie können die zentralen Zellen um das vielfache an Grösse übertreffen oder auch nur wenig grösser sein. Ihr Cytoplasma färbt sich gewöhnlich tief rot mit Hämatoxylin und Eosin und nimmt nicht selten einen bläulichen Ton an. Ihre Kerne sind gewöhnlich sehr gross und oft sehr chromatinreich; sie können eine ungewöhnliche Form haben. Zuweilen werden Chromatinkörner innerhalb der Kernmembran zu kleinen Bläschen, oder auch eine grosse Chromatinmasse kann sich in eine bedeutende Zahl kleiner Kerne teilen. Auf diese Weise entstehen Plasmodien. Das Cytoplasma dieser Zellen hat häufig einen welligen, fibrillären Charakter. Diese Zellen können sehr oft grossen Luteinzellen gleichen, und auch die zentralen Zellen können Luteinzellen ähnlich werden. Die relative Zahl dieser zwei Zellarten wechselt. Zuweilen wird die innere Lage von einer Zellreihe gebildet. Zuweilen ist die ganze zentrale Höhle mit solchen Zellen oder mit Papillen, die mit solchen Zellen besezt sind, angefüllt. Die äussere Riesenzellenschicht kann die zentralen Zellen als eine einfache Lage einreihig angeordneter Zellen umgeben; gewöhnlich bildet diese Schicht in solchen Fällen an einer relativ kleinen umschriebenen Stelle eine dickere Lage, welche in die zentrale Höhle hineinragt. In anderen Fällen kann jedoch die Riesenzellenschicht in weiter Ausdehnung mehrreihig sein.

Neben der Plasmodienbildung, welche durch Vermehrung des Cytoplasmas und gleichzeitige Teilung eines grossen Kernes

in viele kleine Kerne zustande kommt, finden wir eine Syncytienbildung, indem das Cytoplasma benachbarter Zellen und ihre Kerne schwellen und die Zellen verschmelzen. Diese Syncytienbildung findet sich gewöhnlich in den Blutgefässen, die in diesen Körpern oder um dieselben gelegen sind. Diese Blutgefässe sind dann anstatt von gewöhnlichen Endothelzellen, von stark vergrösserten Zellen, die ein Syncytium bilden, begrenzt. Aber Syncytien können auch an solchen Stellen liegen, wo keine Blut- oder Lymphgefässe vorhanden sind.

Von grossem Interesse ist die Tatsache, dass diese Veränderungen sich nicht allein in den kleinen, scharf umschriebenen Bezirken dieser follikelartigen Körper finden, sondern, dass sie in verschiedenen Teilen des Ovariums gesehen werden können. Erstens findet sich eine direkte kontinuierliche Reihe solcher Veränderungen, hauptsächlich dem Verlaufe von Blut- oder Lymphgefässen folgend, welche von einem solchen Körper ausgeht und in das umliegende Ovarialgewebe sich erstreckt. Wir finden grosse Riesenzellen in der Umgebung solcher Gefässe, sowohl um Capillaren wie um stärkere Blutgefässe. Diese Riesenzellen liegen zuweilen in einiger Entfernung von den Blutgefässen, an anderen Stellen liegen sie den Gefässen dicht an; sie können sich in der Gefässwand befinden oder das Gefässendothel kann sogar durch Syncytium ersetzt sein. Solche Veränderungen finden sich zuweilen in der Richtung zum Hilus des Ovariums; sie können sich aber auch in die Albuginea erstrecken. Ein bedeutender Abschnitt der Albuginea und besonders der Blutgefässe der Albuginea kann affiziert sein. Diese Veränderungen verursachen gelegentlich eine lokalisierte Anschwellung der Albuginea und die Riesenzellen oder das oben erwähnte Syncytium können eine Hervorragung des Keimepithels veranlassen. Ähnliche Veränderungen können in diesen Fällen zuweilen in dem Bindegwebe gesehen werden, welches die Höhle benachbarter atretischer Follikel ausfüllt. Wir finden dann in der Mitte dieses Bindegewebes eine typische Riesenzelle; ein anderes Mal liegt eine Riesenzelle auf der Zona pellucida eines atretischen Follikels.

Es kommt aber auch vor, dass wir anstelle einer kontinuierlichen Ausbreitung solche Veränderungen an mehreren weit entfernten Stellen des Ovariums finden. In einem solchen Falle handelt es sich nicht um eine kontinuierliche Ausbreitung des-

selben Vorganges, sondern anscheinend führt dieselbe Ursache zu ähnlichen Umwandlungen in verschiedenen Teilen desselben Ovariums. In demselben Ovarium können sich z. B. mehrere solcher Körper finden, die ungefähr gleiche Stadien dieser Veränderungen zeigen, in anderen Fällen aber mag in dem einen Ende des Ovariums sich ein typisch entwickelter Körper befinden und in dem entgegengesetzten Ende des Ovariums kann sich eine geringfügige Veränderung finden, wie z. B. eine einzige Riesenzelle oder ein vereinzeltes Syncytium. In einem Falle waren zwei derartige, wohlentwickelte, follikelähnliche Körper und ferner ein rudimentärer Körper in demselben Ovarium gleichzeitig vorhanden. In einem weiteren Falle waren zwei solcher Gebilde nebeneinander gelegen. In wieder anderen Fällen mag sowohl eine direkte Ausdehnung dieser Veränderungen stattfinden, wie auch gleichzeitig ähnliche Veränderungen sich in einiger Entfernung von der Stelle eines solcher Körper finden mögen, indem z. B. zwei solcher Körper durch zwei normale Follikel getrennt werden. In dem Falle gleichzeitiger Umwandlungen in verschiedenen Teilen des Ovariums ist es unsicher, ob wir es hier mit mehreren an verschiedenen Stellen stattfindenden, voneinander unabhängigen Veränderungen zu tun haben, oder ob auch in diesem Falle eine solche Veränderung nur eine Fortsetzung einer primären, an einer anderen Stelle lokalisierten darstellt. In einem Falle waren die beiden Ovarien desselben Tieres gleichzeitig affiziert.

Ein grosser Kern einer Riesenzelle kann, wie schon oben bemerkt, sich auf amitotischem Wege in mehrere kleine teilen; es ist ferner wahrscheinlich, dass auch andere Zellen, die noch nicht in demselben Maße hypertrophiert sind, sich amitotisch teilen können. In vier Fällen fanden sich jedoch Mitosen (Monaster und Diaster) und zwar sowohl in stark hypertrophischen Zellen wie auch in kubischen Zellen mittlerer Grösse.

In einer Anzahl dieser Körper fanden sich ausgedehnte colloidale Umwandlungen. Ein beträchtlicher Teil der Riesenzellenschicht zeigte zuweilen diese Veränderung und zwar häufig dicht unter der zentralen Zellschicht. Papillen wurden besonders stark von dieser Degeneration ergriffen. Diese letztere war jedoch nicht auf die Riesenzellenschicht beschränkt, sondern an verschiedenen Stellen degenerierten die zentralen kubischzylindrischen Zellen in ähnlicher Weise.

In der Peripherie wohl entwickelter Körper dieser Art fand sich häufig eine sehr ausgesprochene Hyperämie, die sich ein wenig auf das umgebende Ovarialgewebe ausdehnte. An Stelle des Endothels einer Anzahl dilatierter Blutgefässe fand sich häufig Syncytium. In anderen Körpern waren hingegen die Blutgefässe nicht merklich erweitert, besonders in solchen Fällen, in denen die Veränderungen anscheinend etwas älter waren. Die Combination von Hyperämie und Gewebsveränderungen, insbesondere die syncytiale Umwandlung der Blutgefässe und die degenerativen Veränderungen in dem umgebenden Bindegewebe, die sich zuweilen gleichzeitig mit Plasmodienbildung finden, kann Hämorrhagien in das Ovarialgewebe zur Folge haben. Insbesondere war in einem Falle mindestens das halbe Ovarium als Folge einer solchen Blutung nekrotisch geworden. In diesem Falle war jedoch die vorangehende Hyperämie experimentell verstärkt worden durch wiederholte intraperitoneale Injektionen von hypertonischer Salzlösung. In einem anderen Falle waren die Blutungen und die resultierenden Nekrosen weniger ausgedehnt und in einem dritten Falle zeigten pigmenttragende Bindegewebszellen frühere Blutungen an. In solchen Fällen können wir eine syncytiale und plasmodiale Degeneration der Blutgefässe, resp. des Ovarialstromas als die Ursache mehr oder weniger ausgedehnter hämorrhagischer Nekrosen eines Teiles des Ovariums ansehen.

In pathologischer Hinsicht war diese hämorrhagische Nekrose die einzige bedeutungsvolle Folge der Bildung dieser Körper. Die letzteren wachsen nicht unbegrenzt, sondern zu einer gewissen Zeit hört das Wachstum auf und das umgebende Bindegewebe dringt zwischen die Riesenzellen ein, welche wahrscheinlich zuletzt gänzlich verschwinden. Im letzten Stadium der Auflösung dieser Körper sieht man nur noch eine Anzahl von Riesenzellen, welche von aktiv wachsendem Bindegewebe umgeben werden.

Die Veränderungen, die hier beschrieben wurden, sind nicht sehr häufig. Von den Ovarien von 55 Meerschweinchen [1]) zeigten 10 Ovarien diese Veränderungen. Diese Ovarien waren entweder vollständig oder mit Benutzung eines jeden zweiten Schnittes in

[1]) In einigen wenigen Fällen ist nur das eine Ovarium eines Meerschweinchens geschnitten worden, sodass ungefähr 107 Ovarien in Serienschnitte zerlegt wurden

Serien geschnitten worden. Zwei dieser zehn Ovarien gehörten einem einzigen Meerschweinchen an. Also in einem Falle hatte die Veränderung beide Ovarien eines Tieres ergriffen. Diese Meerschweinchen waren ausnahmslos junge Tiere. Sieben Tiere waren ungefähr 4—6 Monate alt. Die anderen Körper wurden in zwei Meerschweinchen gefunden, welche erst 1—2 Monate alt waren. In einer zweiten Serie von 98 Ovarien von Meerschweinchen (von denen viele ältere Tiere waren), zeigte nur ein einziges Ovarium solche Veränderungen. Die Mehrzahl der Ovarien dieser zweiten Versuchsreihe war nicht in Serienschnitte zerlegt worden; es konnten jedoch Schnitte durch alle Teile eines jeden Ovariums untersucht werden, und eine gewisse Zahl der Ovarien war auch diesmal in Serien geschnitten worden (indem jeder dritte Schnitt gewöhnlich benutzt wurde). In einer Serie von 205 Ovarien zeigten daher 11 oder ungefähr 5,4% diese Veränderungen. Keines der Tiere, die derartig veränderte Ovarien hatten, war schwanger.

Was den Ursprung dieser Körper anbetrifft, so kann mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass sie von Follikeln des Ovariums abstammen. Serienschnitte zeigen, dass sie die Form und Grösse von Follikeln haben. Ihre Lage spricht ebenfalls für diese Deutung. In einem Falle war einer dieser Körper ganz im Zentrum des Ovariums gelegen. Dieser Follikel stellte ein frühes Stadium dieser Veränderungen dar; eine vorherige Ruptur dieses Follikels konnte daher mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Ebenso wenig war in einem der anderen Follikel irgend etwas vorhanden, das auf einen vorherigen Sprung eines solchen Follikels hingewiesen hätte. Das Keimepithel und die Rindenschicht waren intakt über denselben. Ein Fall sprach besonders zu Gunsten der Annahme, dass wir es hier mit veränderten Follikeln zu tun haben. Es fand sich hier im Zentrum die verdickte Zona pellucida eines atretischen Follikels; um diese Zona pellucida waren die hypertrophischen Zellen radiär angeordnet; in der Peripherie dieses Gebildes befanden sich syncytial veränderte Blutgefässwände. In zwei anderen Fällen war die Deutung gewisser Strukturen in der zentralen Höhle als Überreste von Zonae pellucidae nicht sicher. Eine weitere Tatsache, die zu Gunsten eines solchen Ursprungs dieser Gebilde spricht ist die, dass unter gewissen Bedingungen Ovarial-Follikel Veränderungen zeigen, die

gewisse Beziehungen zu den hier beschriebenen darbieten. Die Ovarien von vier Meerschweinchen, die entweder ganz am Ende der Schwangerschaft oder in den nächsten Tagen, nachdem das Tier Junge geworfen hatte, zur Untersuchung herausgenommen wurden, enthielten Follikel, in denen die Atresie einen etwas ungewöhnlichen Verlauf nahm und zwar fanden sich gewöhnlich in demselben Ovarium mehrere Follikel, die diese Veränderungen zeigten. In dem Inneren dieser Follikel befindet sich eine wohlerhaltene Höhle, in die zu dieser Zeit kein Bindegewebe einwächst. Das Ei in der Höhle zeigt nicht die progressiven Veränderungen, die sonst für ein ähnliches Stadium der Follikelatresie charakteristisch sind,[1]) obwohl die Granulosa hier schon ganz oder fast ganz verschwunden ist. Das Ei, an dem kein Zeichen einer vorhergehenden beginnenden Entwicklung sichtbar ist, befindet sich in diesen Fällen in einem Prozess der Auflösung. Sogar die Membrana pellucida, die gewöhnlich noch sichtbar ist, lange nachdem das Ei schon verschwunden ist, verfällt hier der baldigen Auflösung. Ferner finden wir hier, dass an Stelle des Einwachsens von gewöhnlichem Bindegewebe in die Höhle zuweilen kubische Zellen in die zentrale Höhle vorgeschoben werden. Die Höhle wird von Zellen begrenzt, die an einzelnen Stellen platt sind, an anderen Stellen jedoch eine regelmässige kubische oder zylindrische Form annehmen. Die Kerne dieser Zellen sind zuweilen in der inneren Hälfte der Zelle gelegen, also desjenigen Teiles der Zelle, welche gegen die Höhle zu gerichtet ist. In einigen Fällen finden wir die Höhle von kubischen Zellen begrenzt, welche auf hypertrophischen Zellen mit grossen Kernen gelagert sind; diese letzteren Zellen können mit den Riesenzellen verglichen werden, welche in den oben beschriebenen follikelartigen Gebilden peripher vor den zentralen kubischen Zellen gelegen sind. In einem Falle drang eine Papille solcher Zellen in die zentrale Höhle vor. In anderen Follikeln war die Theca interna an einigen Stellen auf zwei Schichten von kubischen Zellen reduziert, indem der Rest der Theca interna Zellen anscheinend einen Teil der Zellen lieferte, welche die

[1]) Die Beziehungen zwischen gewissen progressiven Veränderungen in den Eiern und gewissen Stadien der Follikelatresie wurden in einer früheren Arbeit beschrieben: „On progressive changes in the ova in mammalian ovaries." Journal of Medical Research. Vol. 1, 1901.

Follikelhöhle teilweise ausfüllten.[1]) In solchen Follikeln können auch hyaline Veränderungen vor sich gehen. Grosse Bindegewebszellen können sich in ein hyalines Material umwandeln, in welchem die Kerne noch sichtbar sein mögen. Es scheint auch, dass die Zellen der Theca interna sich an der Bildung einer solchen hyalinen Zone beteiligen können. Die oben erwähnten hypertrophischen Zellen können von einer solchen hyalinen Zone umgeben sein. Dieselbe entspricht der hyalinen Membran, welche häufig, aber nicht in allen Schnitten in gewöhnlichen atretischen Follikeln sichtbar ist, und welche nur in Teilen der Peripherie der zentralen Höhle vorhanden sein mag. Diese atretischen Follikel, wie wir sie kurz vor und nach dem Ende der Schwangerschaft finden, sind nicht hyperämisch.

In gewöhnlichen Follikeln finden wir in den frühen Stadien der Follikelatresie eine hyaline Membran zwischen Theca interna und der allmählich desintegrierenden Granulosa. In etwas späteren Stadien kommt es vor, dass eine hyaline Membran die Theca interna von dem Bindegewebe trennt, welches die zentrale Höhle auszufüllen beginnt. Die hyalinen oder kolloidalen Degenerationen, die wir in den oben beschriebenen hypertrophischen, follikelartigen Körpern finden, waren ausgedehnter und in unregelmässigerer Weise verteilt. Im Übrigen schienen sie eine analoge Bildung zu sein, wie die hyaline Membran atretischer Follikel.

Aus alledem geht hervor, dass eine bemerkenswerte Ähnlichkeit zwischen der Struktur der hypertrophischen Gebilde uud zwischen atretischen Follikeln vorhanden ist. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass wir zu der Zeit, wo wir die beschriebene Modifikation der gewöhnlichen Follikelatresie finden, nämlich kurz vor und nach dem Abschluss der Schwangerschaft, die hypertrophischen follikelähnlichen Körper nicht gefunden werden. Die Ähnlichkeit der letzteren mit den modifiziert atretischen Follikeln würde auch erklären, warum wir in den hypertrophischen Gebilden gewöhnlich keine Membrana pellucida finden, obwohl diese doch meist in den gewöhnlichen atretischen Follikeln vor-

[1]) Diese Veränderungen, welche in Follikeln von Meerschweinchen kurz vor oder nach dem Ende der Schwangerschaft gefunden werden, sind nicht identisch mit den von H. Rabl beschriebenen, die darin bestanden, dass während der Follikelatresie die äussere Lage der Granulosa erhalten blieb, infolgedessen sich eine Anzahl von Cysten bilden konnte.

handen ist; wir sahen ja, dass in den modifiziert atretischen Follikeln am Ende der Schwangerschaft Ei und Membrana pellucida auf einem frühen Stadium der Atresie aufgelöst werden können.

Ein Übergang dieser Gebilde zu corpora lutea konnte niemals beobachtet werden. Die ersten Stadien der Entwicklung eines corpus luteum im Meerschweinchen sind sehr verschieden von den oben beschriebenen hypertrophischen, follikelähnlichen Gebilden. Diese letzteren sind daher sehr wahrscheinlich Follikel, in denen aus unbekannten Gründen die Atresie nicht in der gewöhnlichen Weise oder auch nicht in der modifizierten Art stattfindet, wie wir sie kurz vor oder nach dem Ende der Schwangerschaft finden, in denen hingegen die Atresie von Wachstumsvorgängen begleitet ist, die zu einer starken Hypertrophie von Zellen und Kernen führen, die ferner die Bildung von Plasmodien und Syncytien bewirken und die zu entsprechenden Veränderungen in den benachbarten Teilen des Ovariums führen. In gewisser Hinsicht haben diese Vorgänge daher eine Ähnlichkeit mit der Entwicklung eines Tumors; es handelt sich hier jedoch lediglich um einen vorübergehenden Vorgang, vermutlich deswegen, weil die ursächlichen Prozesse ebenfalls nur eine vorübergehende Existenz haben. Als eine Folge dieses Wachstums kann eine teilweise Zerstörung des ergriffenen Ovariums stattfinden.

Andere Fragen betreffend das Wesen dieser Bildungen können nicht mit derselben Sicherheit beantwortet werden, wie die bisher erörterten. Wie wir sahen, finden wir um Gefässe und in dem den hypertrophischen Follikeln benachbarten Bindegewebe ähnliche Wachstumsvorgänge; ferner tritt häufig an Stelle des Blutgefässendothels ein Syncytium. Handelt es sich hierbei um eine Wanderung der hypertrophischen Follikelzellen in das benachbarte Gewebe, oder fangen die Zellen des benachbarten Gewebes selbst zu wachsen an und wandeln sich dieselben selbst in Plasmodien und Syncytien um? Was das Endothel anbetrifft, so ist die letztere Annahme die wahrscheinlichere. Wir finden nämlich in diesen Fällen nicht ein Eindringen kontinuierlicher Zellreihen in das benachbarte Gewebe, wie ein solches in malignen Tumoren beobachtet werden kann. Es sieht vielmehr aus, als ob das Endothel der Gefässe sich in Syncytium umwandelte, und nicht, als ob es durch Syncytium ersetzt würde. In dem letzteren Falle sollten

wir erwarten, dass das vordringende Gewebe durch den äusseren Teil der Gefässwand durchdringt und dass es das Endothel in das Gefässlumen stösst, bevor es selbst in das Gefässlumen durchbricht. Solche Vorgänge konnten nun niemals beobachtet werden, obwohl hypertrophische Zellen in vereinzelten Fällen in dem Gefässlumen sichtbar waren. In solchen Fällen hatte es jedoch eher den Anschein, als ob hypertrophische Endothelien sich von der Gefässwand loslösten. Auf der anderen Seite muss doch berücksichtigt werden, dass während der Schwangerschaft Chorion-Riesenzellen als isolierte Zellen in das mütterliche Gewebe vordringen.

Wenn wir also, wenigstens was die Endothelzellen betrifft, es hier wahrscheinlich mit einer Umwandlung von Zellen hauptsächlich längs der Blutgefässe zu tun haben, so wird die Annahme nahegelegt, dass von den Follikeln gewisse Substanzen in das umgebende Gewebe auf dem Wege der Blut- und Lymphgefässe weggeführt werden, dass diese Substanzen wieder aus den Gefässen absorbiert werden und dass dieselben dann diese Veränderungen in der Gefässwand und vielleicht auch in den Zellen nahe den Gefässen herbeiführen. Wären aber solche Substanzen der einzige Faktor, der eine solche Veränderung herbeiführt, so sollten wir erwarten, dass die Veränderungen sich über ein weiteres Gebiet ausbreiten. Es ist daher vielleicht noch ein anderer prädisponierender Faktor nötig zum Zustandekommen dieser Veränderungen.

Es ist wahrscheinlich aber nicht sicher, dass die beiden Arten von hypertrophischen Zellen, die oben beschrieben wurden, nur zwei verschiedene Stadien in der Entwickelung derselben Zellart darstellen. An einigen Stellen sind diese beiden Zellarten durch eine hyaline (kolloidale) Zone getrennt, welche durch die hyaline Umwandlung dieser Zellen geschaffen wird. Wie wir sahen, können beide Zellarten hyalin verändert werden. An anderen Stellen liegen diese beiden Zellarten hingegen dicht aneinander, und dann sehen wir häufig Zellen, welche eine Zwischenstellung zwischen der äusseren und inneren Schicht von hypertrophischen Zellen einnehmen. Es hat den Anschein, als ob die äusseren und inneren Zellen infolge ihrer Lage unter etwas verschiedenen Bedingungen sich befänden und dass infolgedessen die äusseren Zellen stärker hypertrophierten.

Ein follikelartiger Körper war besonders bemerkenswert in dieser Hinsicht. In der Mitte desselben befand sich eine Höhle, die von einer einzigen Lage von epithelartigen Zellen ausgekleidet wurde. Ähnliche Zellen, die losgelöst lagen, füllten diese Höhle teilweise. An mehreren Stellen entwickelten sich aus diesen epithelartigen Zellen typische Riesenzellen, die in die Höhle hineinragten; an anderen Stellen jedoch ragten dieselben Zellen von der Peripherie der Höhle nach aussen in das umgebende Bindegewebe, wobei sie ebenfalls merklich hypertrophierten. Ähnliche, aber noch grössere Zellen bildeten Zellnester, die tiefer in das umgebende Bindegewebe eindrangen. Auch in einigen anderen dieser follikelähnlichen Körper bildeten diese epithelartigen Zellen vielkernige Riesenzellen.

Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass bei der Deutung dieser Veränderungen es sich nicht um bewiesene Tatsachen, sondern nur um Annahmen handelt, die mehr oder weniger wahrscheinlich sind.

Nehmen wir andrerseits an, dass diese beiden Zellarten einen verschiedenen Ursprung haben, so würde notwendigerweise folgen, dass die äussere Zellage bindegewebigen Ursprungs ist; die innere Zellschicht könnte dann von der Granulosa oder auch von Bindegewebe abstammen.

Eine andere Frage, die gewisse Schwierigkeiten bietet, ist die, welcher Zellart oder welchen Zellarten die Zellen angehören, welche in den hypertrophischen Follikeln wachsen. Zwei Annahmen sind möglich: Sie stammen entweder von der äusseren Lage von Granulosazellen ab, welche während der zur Atresie führenden Vorgänge erhalten blieben, oder sie stammen von bindegewebigen Elementen der Follikelwand ab, besonders von den Zellen, welche auf der hyalinen Membran liegen, und welche im Laufe der gewöhnlichen Follikelatresie später die zentrale Höhle ausgefüllt haben würden. Diese Frage kann jetzt noch nicht sicher entschieden werden, ebensowenig, wie in jedem Falle mit Sicherheit der Ursprung der hypertrophischen Zellen, welche sich in atretischen Follikeln am Ende der Schwangerschaft finden, festgestellt werden kann. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, dass sie Bindegewebszellen sind. Hierfür sprachen besonders die mikroskopischen Bilder in einem Ovarium, in welchem zwei benachbarte Follikel die beschriebenen Veränderungen der hypertrophischen Körper

zeigten. In diesem Falle lagen Spindelzellen in engem Zusammenhang mit Bindegewebsfasern. Diese Zellen schwellen allmählich an und werden zu den grossen Zellen. Die Zellsubstanz ist hierbei bei einer Anzahl von Zellen zu Fasern ausgezogen. Diese Veränderungen sind besonders deutlich in der die zwei Follikel trennenden Wand. Dieses allmähliche Anschwellen gewöhnlicher Zellen macht es unwahrscheinlich, dass eine Infiltration des umgebenden Bindegewebes durch die hypertrophischen Zellen stattfindet. Die Fasern in der die beiden Follikel trennenden Wand scheinen zum Teil wenigstens aus den anschwellenden Zellen zu stammen, und würden deshalb grossenteils neugebildete Fasern darstellen. In einem anderen hypertrophischen Follikel ist ein Teil der innersten Schicht der kubischen epithelähnlichen Zellen auf der nach der zentralen Höhle hin gerichteten Seite noch von Bindegewebsfasern bedeckt. Allmählich scheinen dann die Zellen frei zu werden und einen epithelartigen Belag zu bilden. In anderen follikelähnlichen hypertrophischen Körpern sehen wir, wie viele zentrale Zellen in lange Fasern ausgezogen werden und wie andere allmählich zu kubischen oder zylindrischen Zellen anschwellen. In solchen Fällen, in denen die hypertrophischen Zellen in dem Ovarialstrome liegen, und in denen gleichzeitig eine vakuoläre Degeneration des Bindegewebes stattfindet, scheinen die Fasern des umgebenden normalen Bindegewebes kontinuierlich in die in dem hypertrophischen Gewebe gelegenen Fasern überzugehen. Diese Tatsachen sprechen zu Gunsten der Annahme, dass das Bindegewebe selbst allmählich sich derartig umwandelt.

Wie oben erwähnt, entsprechen wahrscheinlich die hyalinen oder kolloidalen Veränderungen in den hypertrophischen Körpern den hyalinen Veränderungen (hyalinen Membranen) gewöhnlicher atretischer Follikel. Auch in die letzteren kann der Charakter der zentral von der hyalinen Membran gelegenen Zellen zweifelhaft bleiben. Zuweilen kann nämlich die äussere Lage der Granulosazellen teilweise erhalten blieben, und wenigstens einen Teil der zentralen Höhle begrenzen. Andrerseits können Bindegewebszellen vor oder nach dem Ende der Schwangerschaft eines Meerschweinchens in atretischen Follikeln sich zu grossen kubischen Zellen umwandeln, die nur schwer von vergrösserten Granulosazellen unterschieden werden können. Sogar in gewöhnlichen atretischen Follikeln kann der zentrale Teil des Bindegewebes,

welches die zentrale Höhle ausfüllt, gelegentlich von grossen kubischen Zellen gebildet werden, zwischen denen keine Bindegewebsfasern und gewöhnlich auch keine Kapillargefässe sichtbar sind. Einige dieser Zellen wurden in Mitose gefunden. Solche Zellen wurden wahrscheinlich von mehreren Forschern als hypertrophische Granulosazellen, welche von Bindegewebe eingeschlossen wurden, gedeutet.

Die zentralen kubischen oder zylindrischen Zellen der hypertrophischen Körper entsprechen daher möglicherweise der Schicht von Bindegewebszellen, welche auf der hyalinen Membran gewöhnlicher atretischer Follikel liegen und von denen die Organisation der zentralen Höhle ausgeht. Die hyalinen (kolloidalen) Massen der oben beschriebenen Körper können als das Analogon der hyalinen Membran normaler und atretischer Follikel betrachtet werden, und die Riesenzellenschicht dürfte den Zellen der Theca interna oder anderen Bindegewebszellen entsprechen, welche in die Richtung auf die zentrale Höhle wachsen und welche teilweise hyalin degenerieren.

Falls wir annehmen, dass nicht eine Infiltration des Ovarialgewebes durch eine Art von wuchernden Zellen vorliegt, würden wir folgern müssen (und dies scheint die wahrscheinlichere Hypothese zu sein), dass verschiedene Zellarten teilnehmen an der Bildung der epithelartigen Zellen, der Riesenzellen und der Syncytien, nämlich Bindegewebszellen der Theca externa und wahrscheinlich auch der Theca interna, Bindegewebszellen des gewöhnlichen Ovarialstromas, Endothelzellen der Gefässe und vielleicht auch Granulosazellen. Wenn wir hingegen annehmen, dass ein ungewöhnliches Wachstum einer einzigen Zellart (entweder Granulosa- oder Thekazelle) vorliegt, so würde folgen, dass in etwa 5,4% aller Ovarien des Meerschweinchens eine Infiltration normalen Gewebes durch eine einzige Art wuchernder Zellen stattfindet.

Von den elf follikelähnlichen, hypertrophischen Gebilden fanden sich fünf in Tieren, in denen mit einer Nadel durch das Ovarium der einen Seite dünne Fäden eingeführt worden waren. In verschiedenen Fällen blieben diese Fäden in dem lebenden Tiere im Minimum elf Stunden, im Maximum 5 ½ Tage vor Herausnahme der Ovarien liegen. In dem einen dieser fünf Fälle wurde das hypertrophische Gebilde in dem operierten Ovarium gefunden, in den anderen Fällen fand sich dasselbe in den Ovarien der

anderen Seite. In dem Fall, in dem die hämorrhagische Nekrose des Ovariums sehr bedeutend war, war in die Peritonealhöhle des Tieres in den letzten drei Tagen vor Herausnahme der Ovarien täglich eine beträchtliche Menge 2 % Na Cl-Lösung injiziert worden[1]. Diese Injektionen waren wahrscheinlich die Hauptursache der bedeutenden Hyperämie dieses Ovariums, welche letztere sodann die ausgedehnten Blutungen in dem Ovarialgewebe herbeiführte, dessen Struktur durch die Bildung von Syncytien und Plasmodien verändert war. Obwohl nun über die Hälfte dieser Körper in Tieren gefunden wurde, deren Ovarien experimentell hyperämisch gemacht worden waren, so ist nichtsdestoweniger dies wahrscheinlich nur ein zufälliger Zusammenhang, da in vier anderen Meerschweinchen (und zwar in einem, in dem beide Ovarien derartig verändert waren) diese hypertrophischen Körper sich vorfanden, ohne dass vorher ein experimenteller Eingriff erfolgt war und weil in zwei Fällen der ersten Serie die Operation nicht mehr als elf Stunden vor der Exstirpation des Ovariums vorgenommen worden war, und es kaum wahrscheinlich ist, dass in einer so kurzen Zeit so bedeutende Gewebsänderungen eintreten können.

Unter den Bedingungen, die zu der Bildung dieser hypertrophischen Körper führen, werden Riesenzellen gebildet durch ein sehr starkes Wachstum von Cytoplasma und Kern. Der hypertrophische Kern kann amitotisch eine grosse Zahl von kleinen Kernen bilden. In keinem Falle konnte festgestellt werden, dass ein solches Plasmodium später kleinere einkernige Zellen bilden kann; das gewöhnliche Schicksal dieser Zellen ist Nekrose und Auflösung. Ebensowenig war ein Anhaltspunkt dafür vorhanden, dass Syncytien sich nachträglich in kleinere Zellen teilen können.

Es mag darauf hingewiesen werden, dass dieselben Bedingungen, welche Plasmodienbildung veranlassen, auch Syncytienbildung bewirken, eine Tatsache, die darauf hinzuweisen scheint, dass bei der Entstehung dieser zwei Arten von Riesenzellen ähnliche Vorgänge zugrunde liegen.

[1]) Genauere Angaben über die injizierte Quantität können nicht gemacht werden, da die Versuche vor mehreren Jahren ausgeführt wurden und das Versuchs-Protokoll verloren ging.

Über die Oocyten der Markstränge.

Bei der Untersuchung der Histogenese der oben beschriebenen hypertrophischen Körper wurde ein möglicher Ursprung derselben aus den Marksträngen des Ovariums berücksichtigt. Nirgends jedoch konnte eine Beziehung zwischen diesen Körpern und den Marksträngen beobachtet werden. Das Epithel dieser Stränge zeigte niemals einen Übergang zu Riesen- oder Luteinzellen. Die Markstränge werden jedoch nicht selten cystisch; solche Cysten können sehr gross werden und kleinere benachbarte Cysten können eine grosse Cyste bilden, indem die Scheidewände allmählich verschwinden, und in einem Falle hatte ein cystisches Ovarium des Meerschweinchens fast die Grösse eines kleinen Apfels.[1] Im folgenden werden wir für die Markstränge, wenn sie Höhlungen aufweisen, den Namen „Markkanäle" gebrauchen.

Nicht selten werden die Epithelzellen der normalen Markstränge in das Innere abgestossen und werden dort sodann allmählich verflüssigt. Ausser diesen abgestossenen Epithel- und gewissen vakuolären Zellen, die zuweilen mehrkernig sind, finden wir in diesen Strängen Eier in verschiedenen Stadien der Entwicklung.[2]

In 18 der hier untersuchten Tiere fanden sich Oocyten in den Marksträngen der Ovarien; in einem Tiere wurden solche Zellen in beiden Ovarien gefunden. 30 Oocyten wurden in 19 Ovarien gefunden; acht dieser Ovarien enthielten mehr als einen Oocyten. Die Entwickelungsstadien dieser Eier in den Marksträngen sind dieselben wie in den normalen Follikeln. Auch die Kerne zeigen die verschiedenen Typen, die wir in Eiern in Primordialfollikeln beobachten, wie dieselben von v. Winiwarter[3] und anderen beschrieben worden sind.

Die grösseren Oocyten sind von einer Membran umgeben, welche der Membrana pellucida entspricht. Da solche Oocyten nicht von anderen Zellen umgeben zu sein brauchen, so ist die Membrana pellucida in diesen Fällen allein von den Oocyten

[1]) Dieses Ovarium verdanke ich der Güte von Herrn Dr. W. R. Brinckerhoff in Boston.

[2]) Die Beobachtungen der meisten neueren Forscher weisen darauf hin, dass die Markstränge sich aus den Geschlechtssträngen bilden.

[3]) v. Winiwarter, Archives de Biologie, Tome XVII.

gebildet worden: diese Tatsache würde also gegen die Annahme sprechen, dass die Membrana pellucida von den Granulosazellen gebildet wird.

Vollentwickelte Oocyten wurden nicht in den Marksträngen beobachtet; sie erreichten nur die Grösse, welche die gewöhnlichen Oocyten zu einer Zeit haben, wenn sie von einer doppelten Reihe von Granulosazellen umgeben werden. Hiernach tritt Degeneration dieser Zellen ein; möglicherweise können solche Oocyten auch schon auf früheren Entwickelungsstadien degenerieren.

In neun Fällen finden wir membranae pellucidae, gewöhnlich gefaltet, in dem Lumen oder in den Papillen der Markstränge. In diesen Fällen war das Ei selbst ganz oder fast ganz verschwunden. Progressive Veränderungen, welche gewöhnlich der Degeneration der in den Follikeln gelegenen Eier vorangehen, konnten in keinem Falle beobachtet werden. In einem und demselben Ovarium können Oocyten in verschiedenen Entwickelungsstadien gefunden werden, und zwar sind sie meist in ein und demselben Teil des Ovariums gelegen. Die jüngsten Stadien von Oocyten lagen immer frei in dem Lumen des Kanals. In einem Falle zeigten Oocyten, die in einem sehr frühen Stadium der Entwickelung sich befanden, die Anordnung von zylindrischem Epithel und sie lagen frei in dem Lumen eines weiten Markkanals. Weiter entwickelte Eier oder ihre Membranae pellucidae lagen zuweilen auch frei in dem Lumen des Kanals. In einer Anzahl von Fällen lagen jedoch etwas grössere Eier oder deren Membranae pellucidae im Inneren von Papillen dieses Kanals; diese Papillen hatten zuweilen zu diesen Oocyten eine ähnliche Beziehung wie der Discus proligerus zu dem im Follikel gelegenen Ei. Der Epithelbelag einer solchen Papille ist jedoch oft nicht vollständig. Das Epithel, welches den Oocyten bedeckt, kann fehlen an der zentralen gegen das Innere des Kanals gerichteten Seite der Papille. In einem Falle, in dem zwei Oocyten in kleinen Kanälen und nicht in Papillen lagen, war der seitliche Epithelbelag der Kanäle verloren gegangen. In einer Anzahl von Fällen jedoch war der Epithelbelag, welcher die Oocyten umgab, an der basalen Seite unvollkommen, so dass der Oocyt oder die Membrana pellucida an einer Seite direkt dem Bindegewebe auflagen. In einem anderen Fall war eine ähnliche Membrana pellucida im Innern einer Papille von dem Epithel des Markkanals durch flache Zellen,

wahrscheinlich Bindegewebszellen getrennt, welche offenbar sekundär zwischen Ei und Epithel eingewachsen waren. Es kam ferner vor, dass die Membrana pellucida anscheinend frei in dem Stroma des Ovariums lag, dass sie aber auf allen Seiten von Markkanälen umgeben war. Nur ein Vergleich mit den Zwischenstadien kann es in den letzteren Fällen wahrscheinlich machen, dass auch hier die Membranae pellucidae ursprünglich ganz vom Epithel des Markkanals umgeben waren, und dass ihre Beziehungen zu dem Bindegewebe des Ovariums nur sekundärer Natur waren. Unter Umständen könnte jedoch der umgekehrte Vorgang zu ähnlichen Verhältnissen führen, indem nämlich die Membrana pellucida eines atretischen Follikels sekundär in einen Markkanal getrieben wird.

Oocyten wurden in Markkanälen von Meerschweinchen gefunden, welche 1—6 Monate alt waren; einige Tiere zeigten in einzelnen Fällen bereits im Alter von 1—2 Monaten degenerierte Oocyten in Papillen der Markkanäle; auf der anderen Seite kam es vor, dass ungefähr 3—4 Monate alte Meerschweinchen noch gut erhaltene Oocyten in verschiedenen Stadien der Entwicklung zeigten. In einem Falle wurde ein Oocyt von mittlerer Grösse mit einem grossen Kerne, und wahrscheinlich bereits in Degeneration begriffen, in einem grossen schwangeren Meerschweinchen gefunden, dessen Alter nicht genau bekannt war. Von den 19 Ovarien mit Oocyten wurden 18, welche 29 aus der Gesamtzahl von 30 Oocyten enthielten, in den 55 Meerschweinchen gefunden, deren Ovarien in Serienschnitten untersucht wurden. Diese Tiere waren alle jung.

Mit grosser Wahrscheinlichkeit kann jedoch angenommen, werden, dass Oocyten häufiger in Markkanälen vorkommen, als diese Zahlen anzeigen, da nur auf einer gewissen Zahl von Schnitten die Markkanäle besonders auf das Vorhandensein von Eiern untersucht wurden.

Über Follikelatresie und über progressive Veränderungen in den Eiern.

Die Riesenzellen, welche in der Umgebung der hypertrophischen follikelähnlichen Körper gefunden werden, zeigen zuweilen eine gewisse Ähnlichkeit mit Eiern, so dass dann ihre Deutung als in das Ovarialstroma verlagerte Eier naheliegt; der Kern und die Grösse des Cytoplasmas dieser Zellen können sie Eiern ähnlich machen. Auf der anderen Seite ermöglichen jedoch

die Lage dieser Zellen nahe den hypertrophischen Körpern, ferner ihre unregelmässige Form, sowie das Fehlen der Granulosa eine Unterscheidung zwischen diesen Zellen und zwischen Eiern.

In diesem Zusammenhang mögen einige weitere Beobachtungen über progressive Veränderungen von in Follikeln gelegenen Eiern sowie über Follikelatresie mitgeteilt werden. Schon in einer früheren Arbeit[1]) wurde über das gleichzeitige Vorhandensein von zwei Mitosen in einem Ei berichtet. In diesen öfters beobachteten Fällen waren zwei Mitosen in Eiern vorhanden, in welchen eine Segmentation noch nicht stattgefunden hatte.

In zwei weiteren Fällen beobachtete ich nun sehr deutliche und anscheinend normale Mitosen in kleineren Segmenten in Eiern, die bereits segmentiert waren. Diese Segmente, in denen die Mitosen lagen, waren nicht Polkörperchen. In dem einen Falle lag die Kernspindel in dem Zentrum eines kleinen Segmentes, und die Grösse der Spindel entsprach der Grösse der Zelle. In einem anderen Falle enthielten zwei Segmente je eine Kernspindel. In mehreren anderen Fällen enthielten mehrere Segmente gleichzeitig zwei mehr oder weniger rudimentäre oder unregelmässige Mitosen.

Diese Beobachtungen lassen in Verbindung mit den früheren Beobachtungen von Janošík,[2]) Henneguy,[3]) Rabl,[4]) Spuler,[5]) sowie den von mir früher veröffentlichten, die Deutung zu, dass die ersten Stadien einer parthenogenetischen Entwicklung in Säugetiereiern innerhalb des Ovariums eintreten können und dass diese Veränderungen nicht lediglich Reifungsvorgängen entsprechen.

Wiederholt konnte ich Zeichen einer amitotischen Kernteilung in Eiern beobachten, die sich in atretischen Follikeln befanden, und es ist sehr wahrscheinlich, dass der Befund von mehreren Kernen, welche häufig in einem Segment oder in mehreren Segmenten sich teilender Eier vorkommen, teilweise

[1]) On progressive changes in the ova in mammalian ovaries, Journal of Medical Research, Vol. 1.

[2]) Janošík, Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 48.

[3]) Henneguy, Journal de l'Anatomie et de Physiol. Tome XXX.

[4]) Rabl, Sitzungsber. der Akademie der Wissenschaften; Wien, Abt. 3, Bd. 56.

[5]) Spuler, Anatomische Hefte, Bd. XVI.

wenigstens auf einer amitotischen Kernvermehrung beruht. Man kann verschiedene Stadien solcher Amitosen sehen. Ein Kern kann Hantelform haben; das Verbindungsstück des Kernes kann breit oder schmal sein, und man sieht zuweilen zwei Kerne, mit je einem Nukleolus, die noch durch eine breite Brücke verbunden sind.

Auch in diesen Ovarien konnten die früher von mir beschriebenen Beziehungen zwischen progressiven Veränderungen in den Eiern und bestimmten Stadien der Follikelatresie beobachtet werden. Wie früher wurden auch diesmal einige Ausnahmen von dieser Regel beobachtet. In mehreren Fällen waren Eier regelmässig in eine Anzahl von Segmenten geteilt, ohne dass merkliche degenerative Veränderungen in der Granulosa oder Wucherungserscheinungen in dem Bindegewebe stattgefunden hatten. Wie schon früher bemerkt, weichen insbesondere sehr junger Follikel in ihrem Verhalten gewöhnlich ab. Bisher gelang es mir nicht die Bildung von Polkörpern in den Oocyten sehr junge Follikel zu sehen, obwohl eine Segmentation in solchen Eiern eintreten kann. Häufig wird die Granulosa solcher Follikel durch Bindegewebszellen ersetzt, die in Grösse den Granulosazellen ähnlich sind; die letzteren zeigen hierbei gewöhnlich keine starke Karyorrhexis, wie eine solche bei grösseren Follikeln stattfindet.

Obwohl in der Mehrzahl der Fälle die Membrana pellucida degenerierter Eier erhalten bleibt, wird dieselbe in gewissen Fällen aufgelöst.

Wenn es nun sehr nahe liegt, die in atretischen Follikeln beobachteten Veränderungen der Eier als die ersten Stadien einer parthenogenetischen Entwicklung anzusehen, welche jedoch unter den ungünstigen Bedingungen, unter denen das Ei sich befindet, bald zum Abschluss kommt, so ist doch noch die Tatsache zu erklären, dass eine Anzahl der gebildeten Segmente keine Kerne enthält. Diese Tatsache findet vielleicht eine Analogie in der parthenogenetischen Entwicklung von Chaetopteruslarven. In diesem Falle machte J. Loeb[1]) die wichtige Beobachtung, dass Eier, die vorher mit KCl-Lösungen behandelt waren, zu

[1]) Jacques Loeb, Artificial Parthenogenesis, American Journal of Physiology, Vol. 4, 1901.

schwimmen begannen und das Aussehen von Trochophoren darboten, ohne dass äusserlich Zeichen einer Zellteilung zu sehen waren. R. F. Lillie[1]) bestätigte bei der mikroskopischen Untersuchung solcher Eier, dass eine Differenzierung des Eies stattfand. Er fand, dass ohne vorhergegangene Kernteilungen Cilien sich bildeten, und eine Teilung des Protoplasmas in Segmente stattfand. In diesem Falle konnte Entwicklung und Differenzierung des Eies stattfinden infolge von Reizen, die die Parthenogenese bewirkten: Cilien konnten sich in ähnlicher Anordnung entwickeln, wie in normalen Larven; diese Differenzierung schien jedoch nicht von einer normalen Kernteilung abhängig zu sein; eine teilweise Segmentierung trat in diesen Fällen ein ohne entsprechende Kernteilungen. Es liegt sehr nahe die Veränderungen in Säugetiereiern während der Follikelatresie in ähnlicher Weise zu deuten.

Die Degeneration der Granulosa findet nicht immer durch Karyorrhexis statt. H. Rabl[2]) erwähnt bereits, dass gelegentlich die Granulosa atretischer Follikel die Form von abgeflachten Zellen annehmen kann. In mehreren Fällen beobachtete ich eine myxoide Degeneration der Granulosazellen, an Stelle der karyorrhcetischen Degenerationsform. In diesen Fällen fand sich eine grosse Zahl von Pseudoeiern, welche sich aus degenerierenden Granulosazellen bildeten.

Der Ursprung der Phagocyten, welche degenerierende Granulosazellen aufnehmen, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden; in mehreren Fällen war es jedoch sehr wahrscheinlich, dass geschwollene Bindegewebszellen zu Phagocyten wurden.

Wie oben bemerkt, findet sich die hyaline Membran in atretischen Follikeln keineswegs konstant, wie man auf Grund früherer Beschreibungen der Follikelatresie erwarten sollte. Anderseits kann sich ein Teil der Theca interna in ein hyalines Material umwandeln.

Das Bindegewebe, welches die zentrale Follikelhöhle ausfüllt, kann von kubischen epitheloiden Zellen gebildet werden, die ohne Interzellularsubstanz aneinander grenzen. Diese Zellen

[1]) F. R. Lillie, Archiv f. Entwicklungsmechanik, 1902.
[2]) H. Rabl, Anatom. Hefte, 1. Abteilung, Bd. 11.

stammen von wachsendem Bindegewebe ab und sind nicht der Degeneration entgangene, eingeschlossene Granulosazellen.[1]) Solche Zellen können sich mitotisch teilen. In mehreren Fällen konnte es auch beobachtet werden, dass 4 Zellen der Theca interna sich an der Organisation der zentralen Höhle beteiligen können. Unter anderen hatte H. Rabl angenommen, dass nur Zellen der Theca externa hierfür von Bedeutung seien. Gewöhnlich wächst das Bindegewebe in die zentrale Höhle ohne gleichzeitiges Einwachsen von Kapillaren. In einigen wenigen Fällen konnten jedoch Kapillare in der zentralen Höhle gesehen werden.

Das Bindegewebe bildet keine Riesenzellen um die verdickte Membrana pellucida. obwohl diese doch offenbar der Resorption nicht unbeträchtlichen Widerstand leistet. Gelegentlich fanden sich jedoch in mitotischer Teilung begriffene Zellen auf dieser Membran. Zellen können durch die Membrana pellucida hindurchdringen zu einer Zeit, wenn das die zentrale Höhle ausfüllende Bindegewebe noch von grossen Zellen gebildet ist. Häufiger dringt jedoch das Bindegewebe durch die Membrana pellucida erst später, wenn schon das zentrale Bindegewebe aus kleinen Zellen besteht. Das Bindegewebe drang gewöhnlich vor entlang den Furchen, welche dadurch gebildet werden, dass die Membrana pellucida sich faltet. Ob das Wachstum hier der Richtung des geringsten Widerstands folgt, oder ob diese Wachstumsrichtung durch Kontaktirritabilität der Bindegewebszellen bedingt ist, ist unsicher. In ähnlicher Weise kann man zuweilen beobachten, dass die in atretischen Follikeln liegende Eier eindringenden Zellen den Furchen entlang wandern, welche durch die Segmentation des Eies gebildet werden.

Dass unter gewissen Bedingungen, nämlich kurz vor und nach dem Ende der Schwangerschaft die Follikelatresie einen besonderen Charakter annehmen kann, wurde schon oben beschrieben. Es scheint jedoch diese Modifikation der Follikel-

[1]) Wir sehen daher hier eine Variation in der Form von Bindegewebszellen, die ähnlich derjenigen ist, die wir in wenigen Fällen während konsekutiver Transplantationen eines Sarcoms beobachten konnten. In zwei Fällen nahmen die Tumorzellen die Form von grossen kubischen Zellen an, welche nicht durch Bindegewebsfasern getrennt wurden. Vergleiche „On Transplantation of Tumors“. Journal of Medical Research, Vol. 1 und Virchows Archiv, Vol. 167, 1902.

atresie nicht in allen solchen Ovarien einzutreten. Anderseits habe ich bisher wenigstens diese Art der Follikelatresie nur in den erwähnten Ovarien finden können. Vorläufig kann natürlich noch nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, dass eine solche Follikelatresie sich gelegentlich auch in anderen Ovarien finden mag.

Es wurde eine Reihe von Versuchen ausgeführt, in denen Fremdkörper, wie z. B. dünne Fäden, durch Ovarien von Meerschweinchen gezogen wurden, in der Absicht zu bestimmen, ob die dauernde Anwesenheit von Fremdkörpern in der Nachbarschaft von Follikeln imstande ist, progressive Änderungen in Eiern hervorzubringen. Elf Stunden nach der Operation waren die Ovarien hyperämisch, Hämorrhagien waren vorhanden und Leucocyten fanden sich in den Follikeln. Insbesondere war die Theca interna sehr hyperämisch. Die Zellen der Theca waren an einigen Stellen verschwunden, und die Bindegewebsfasern wurden fibrinoid. Die Kerne der Granulosazellen waren häufig pyknotisch. In einer Anzahl von Primordialfollikeln waren die Granulosazellen pyknotisch, und auch der Eikern war zuweilen pyknotisch. Die Veränderungen nach 22 Stunden waren ähnliche. Nach zwei Tagen begann die Bildung von Riesenzellen um die Fäden und gut ausgebildete Riesenzellen fanden sich nach drei Tagen. Viele Mitosen fanden sich zu dieser Zeit in Bindegewebs- und in Endothelzellen von Blutgefässen und in dem Keimepithel nahe dem Faden. Keine progressiven Veränderungen konnten in Eiern gesehen werden. Auch die in Primordialfollikeln gelegenen Eizellen, die nahe dem Faden lagen, zeigten keine progressiven Veränderungen. In einem Ovarium, in welchem ein Faden in einem corpus luteum lag, zeigten die Luteinzellen keine Mitosen fünf Tage 16 Stunden nach der Operation, die Luteinzellen nahe dem Faden waren vakuolär degeneriert. Fäden, welche 11 Tage nach der Operation in der Nähe von Primordialfollikeln gefunden wurden, hatten keine progressiven Veränderungen in den Eiern veranlasst.

In einer anderen Versuchsreihe wurden Ovarien derselben Tierart, welche durch eine Incision in den Rücken freigelegt worden waren, mit einem Aethylchlorid-Spray zum Gefrieren gebracht, einige Ovarien nur schwach, andere aber so stark, dass sie weiss und hart wurden. Diese Ovarien wurden zu verschiedenen Zeiten während der ersten 24 Stunden untersucht. Die Kerne

derjenigen Granulosazellen und die Eier der Primordialfollikel, welche nahe der Oberfläche des Ovariums lagen, waren pyknotisch. In den grösseren Follikeln zeigte die äussere, der Albuginea nahe liegende Hälfte der Granulosazellen dieselbe Veränderung. Die Ovarien waren hyperämisch und Hämorrhagien konnten vorhanden sein. Progressive Veränderungen waren in den Eiern durch die Kälte nicht veranlasst worden.

Auch Injektion von hypertonischen Salzlösungen in die Peritonealhöhle, welche Hyperämie und Hämorrhagien in den Ovarien veranlassen konnten, bewirkten keine progressiven Veränderungen in den Eiern. Es dürfte daraus wohl der Schluss gezogen werden können, dass, wenn Eier hauptsächlich in atretischen Follikeln progressive Veränderungen zeigen, dies wahrscheinlich nicht darauf beruht, dass der nötige Sauerstoff unter diesen Umständen den Eiern entzogen wird; denn wir sehen, dass Eier in Follikeln, in die Hämorrhagien stattfanden, in denen also der normale Gasaustausch erschwert ist, keine derartigen progressiven Veränderungen zeigen. (Möglicherweise ist der experimentelle Eingriff zu stark.) Anderseits können, worauf ich in einer früheren Arbeit hinwies, die Produkte der karyorrhectischen Degeneration der Granulosazellen nicht als die Ursache angesehen werden. Es folgt weiterhin aus diesen Versuchen, dass die Gegenwart von Fremdkörpern oder einer Wunde, welche in verschiedenen Zellarten Mitosen hervorrufen können, auf Eizellen eine solche Wirkung nicht ausüben.

Zusammenfassung:

1. In ungefähr 10 % der Ovarien von noch nicht sechs Monate alten Meerschweinchen wurden gewisse follikelähnliche Körper gefunden, in denen Plasmodien und Syncytien vorhanden waren. Andere Zellen, welche näher dem Zentrum der Follikel lagen, hatten eine zylindrische oder kubische Form. Unter 98 anderen Ovarien, die meistens älteren Meerschweinchen angehörten, fand sich nur eines mit einem solchen Körper. Diese Gebilde können völlig in der Mitte des Ovariums liegen; sie stellen wahrscheinlich Follikel dar, welche nicht geborsten sind, welche aber in Atresie begriffen sind.

2. Ähnliche Gewebsveränderungen konnten von der Nachbarschaft dieser Gebilde in verschiedenen Richtungen in das

Ovarium hinein verfolgt werden, wobei diese Veränderungen hauptsächlich den Bahnen von Blut- und Lymphgefässen zu folgen schienen. Das Endothel solcher Gefässe kann durch ein Syncytium ersetzt werden, oder dasselbe kann sich selbst in Syncytium umwandeln.

3. Solche follikelähnlichen Gebilde können in der Mehrzahl in einem Ovarium vorkommen. Die hypertrophischen Zellen dieser Körper können als Papillen in die zentrale Höhle vorwachsen. Ausgedehnte colloidale Degeneration kann in diesen Zellen, besonders in dem Zentrum der Papillen Platz greifen. Zwei benachbarte Follikel können ähnliche Veränderungen zeigen. Zuletzt degenerieren diese Körper und werden durch einwachsendes Bindegewebe zerstört.

4. Unmittelbar vor und nach dem Ende der Schwangerschaft kann die Follikelatresie einen besonderen Charakter annehmen. Ei und Membrana pellucida können völlig aufgelöst werden und an Stelle des üblichen Einwachsens von gewöhnlichen Bindegewebszellen in die zentrale Höhle können wir einen Teil der zentralen Höhle von hypertrophischen Zellen begrenzt finden, welche den in den hypertrophischen Gebilden vorkommenden Zellen ähnlich sind. Ähnliche Zellhaufen können in der Form von Papillen in der Zentralhöhle vorhanden sein.

5. Diese letzteren Tatsachen sowie das Vorhandensein einer verdickten Membrana pellucida in dem Zentrum des einen dieser hypertrophischen Körper machen es sehr wahrscheinlich, dass diese hypertrophischen Körper Follikel darstellen, in welchen aus unbekannten Gründen das Zellwachstum, das gewöhnlich mit Follikelatresie verbunden ist, einen ungewöhnlichen Charakter annimmt.

Wir müssen annehmen, dass ein spezifischer, noch unbekannter Faktor in diesen Ovarien vorhanden ist, welcher die Ursache davon ist, dass die normalerweise mit der Follikelatresie verknüpften Wachstumsvorgänge excessiv werden, in ähnlicher Weise, wie die mit dem Ende der Schwangerschaft und mit der Geburt verbundenen Vorgänge eine andere charakteristische Veränderung in der Follikelatresie hervorrufen.

6. Die Peripherie dieser hypertrophischen Gebilde kann hyperämisch sein; und da das Gewebe an Widerstandsfähigkeit infolge der Bildung der Plasmodien und Syncytien und der

folgenden degenerativen Vorgänge verloren hat, so können kleine Hamorrhagien stattfinden. In einem Falle, in dem experimentell die Hyperämie vermehrt wurde, zerstörten die folgenden Hämorrhagien etwa das halbe Ovarium.

7. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die zentralen kubischen und die peripheren plasmodialen Zellen Variationen ein- und derselben Zellart darstellen; viele Übergänge können gefunden werden und die zentralen Zellen können auch Plasmodien bilden. Das Zellwachstum scheint gleichzeitig in die Höhle und in das umgebende Bindegewebe hinein stattzufinden, in der ersteren in Form von Papillen und in dem letzteren hauptsächlich in der Form von Massen von Riesenzellen, welche allmählich tiefer in das umgebende Bindegewebe eindringen können. Die zentralen Zellen können gelegentlich gelbes Pigment enthalten; es ist wahrscheinlich, dass diese Zellen aus Bindegewebszellen des Follikels entstehen. Die Möglichkeit kann jedoch nicht völlig ausgeschlossen werden, dass sie von der äusseren Lage von Granulosazellen abstammen.

8. Oocyten in allen Stadien der Entwicklung werden in den Markkanälen junger Meerschweinchen gefunden. Diese Oocyten zeigen niemals progressive Veränderungen und erreichen nicht die Grösse des reifen Eies, sondern sie degenerieren vorzeitig und lassen eine oft verdickte Membrana pellucida zurück. Die Membrana pellucida der Oocyten scheint lediglich von dem Ei selbst gebildet zu werden. Durch einen teilweisen Verlust des die Markkanäle bekleidenden Epithels kann ein Teil der Oocyten sekundär in direkte Verbindung mit dem Ovarialstroma kommen. Die Markkanäle können sich in dem Meerschweinchen cystisch verändern und solche Cysten können eine bedeutende Grösse erreichen.

9. In den Ovarien von Meerschweinchen können Mitosen vorkommen in segmentierten Eizellen. Auch zwei gleichzeitige Mitosen können sich in zwei verschiedenen Segmenten finden. Es liegt kein Grund vor, warum diese Veränderungen nicht als der Anfang einer sehr bald zum Abschluss kommenden parthenogenetischen Entwicklung betrachtet werden sollen. Die in atretischen Follikeln von Säugetierovarien an Eiern beobachteten Vorgänge bieten viele Analogien zu den Veränderungen, welche Jacques Loeb und F. R. Lillie an Chaetopteruseiern durch

experimentelle Eingriffe erhielten, welche Parthenogenese hervorriefen.

10. Progressive Veränderungen können in Eiern in Meerschweinchenovarien durch den Reiz von Fremdkörpern oder durch Frieren des Ovariums oder durch Einwirkungen (Einspritzung hypertonischer Salzlösungen), welche Hyperämie und Hämorrhagien hervorrufen, nicht bewirkt werden.

Figurenerklärung auf Tafel XXXVI.

Fig. 1. Aus dem Ovarium eines 5—6 Monate alten Meerschweinchens Atretischer Follikel in der Rinde des Ovariums. Das Ovarium der anderen Seite enthielt einen ähnlichen Körper. a Verdickte Membrana pellucida, die von einer Kapsel von Bindegewebe (b) umgeben ist. c Riesenzelle, teilweise degeneriert, in der Umgebung der Membrana pellucida. d Riesenzellen, einen Kanal in der Nähe des atretischen Follikels begrenzend.

Fig. 2. Aus dem Ovarium eines 1—2 Monate alten Meerschweinchens. Follikelähnlicher in der Rinde gelegener Körper. a Höhle, die teilweise mit epithelähnlichen Zellen (b) gefüllt ist. c Zone von Riesenzellen (Plasmodien). d Blutgefäss, in dessen Umgebung Riesenzellen (e) liegen. f Bindegewebe, welches die Plasmodien trennt.

Fig. 3. Aus dem Ovarium eines Meerschweinchens in dem letzten Stadium der Schwangerschaft. Ei eines in Atresie begriffenen Follikels. a Theca interna. b Zellage, deren Ursprung (äussere Lage der Granulosa- oder Theca interna-Zellen) nicht mit Sicherheit bestimmt werden kann. c koagulierte Flüssigkeit. d Ei, welches in eine Anzahl Segmente geteilt ist. e Kerne in den Segmenten. f Mitose in einem kleinen Segment.

Fig. 4. Aus dem Ovarium eines 4—5 Monate alten Meerschweinchens. $5^1/_2$ Tage vor der Herausnahme war ein Faden in dieses Ovarium eingeführt worden. Follikelähnlicher Körper aus dem Zentrum des Ovariums. a Bindegewebe des Ovarialstromas. b kleine, c grosse epithelartige Zellen. d die grösseren Zellen wachsen anscheinend in das Bindegewebsstroma und bilden Riesenzellen (Plasmodien) e.

Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.

Ein Fall von Kloakenprolaps.

Von

Dr. **Heinrich Gerhartz,**

Assistent am anatom. Institut.

Hierzu Tafel XXXVII und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

Die nachfolgende Mitteilung eines ungemein seltenen, wenn nicht des einzigen,[1]) wenigstens am lebenden Menschen beobachteten Falles von Prolaps der Kloake mag darin noch ihre besondere Rechtfertigung finden, dass es für das Studium der ersten Entwicklungsstadien des menschlichen Embryos stets fruchtbar war, auch an Missbildungen diese Zustände zu beleuchten und wenn möglich ihre Kenntnis zu fördern.

Die Missbildung fand sich in der Genitalgegend eines im 8. Monate geborenen, lebenden Kindes. Es war das 10. Kind einer 47 Jahre alten gesunden Mutter, die keinerlei Verdacht für Syphilis darbot, war in Schädellage spontan und ohne Beisein eines Arztes geboren worden. Missbildungen wurden bisher nie in der Familie beobachtet, und die Schwangerschaft war ohne Komplikationen verlaufen.

Die Freundlichkeit des Herrn Dr. Schüller in Lutzerath ermöglichte mir die Autopsie. Ausser der bereits erwähnten und gleich nachher noch näher zu schildernden Anomalie wurden dabei keine Besonderheiten an dem Leichnam aufgedeckt.

Die Grösse des Kindes betrug 39 cm. Es war seinem Alter entsprechend gut ausgebildet.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Nussbaum, verdanke ich viel für die Anregungen und Beihülfen auch bei dieser Arbeit.

---

[1]) Während des Druckes dieser Mitteilung ist eine Abhandlung von Enderlen, Über Blasenectopie, erschienen, worin ebenfalls ein Fall von Kloakenbildung beim Menschen beschrieben wird. Auf die theoretische Auffassung des Autors einzugehen, ist mir zur Zeit nicht möglich.

I. Anatomische Beschreibung der äusseren Verhältnisse.

Die Sektion erfolgte am 10. Tage nach der Geburt und 12 Stunden nach dem Tode. Am 6. Tage nach der Geburt hatte ich das Kind zuerst gesehen. Schon damals lagen Zeichen von Peritonitis vor. Die Autopsie bestätigte die Diagnose einer ausgedehnten Peritonitis, die wahrscheinlich von der schon früher vorhandenen Vereiterung der Nabelschnur aus entstanden war.

An der Stelle, wo sonst die äusseren Genitalien liegen, ist ein Tumor vorgestülpt, der mit einer breiten, schräg von kranial rechts nach kaudal links verlaufenden Basis aufsitzt und nach der ersteren Richtung mit einem, nach der letzteren, kaudalen mit zwei kleineren Fortsätzen ausladet. Leicht blutende, stark gerötete und geschwellte Schleimhaut bedeckt ihn. Auf der Spitze dieser Fortsätze, sowie distal von den beiden unteren sind Gruben zu erkennen, in die sich eine breite Sonde einführen lässt. Aus dem am meisten kranial gelegenen Lumen werden die Faeces entleert. Wie eine Incision zeigt, mündet es unmittelbar in den Darmtractus. Die beiden nächsten, nahe zusammenliegenden Gänge enden blind. Eröffnet man sie, so wird auch ihre Natur klar. Es sind ebenfalls Darmstücke; und merkwürdigerweise zeigt auch das vierte Foramen dasselbe Verhalten, nur ist dieser Darm breiter und länger.

Kranial bleibt der so geformte Tumor ungefähr anderthalb Zentimeter von dem ungemein tiefsitzenden und mit Eiter bedeckten Nabel entfernt, lateral und distal wird er von den grossen Schamlippen, kaudal von den unten in einer Lefze vereinigten kleinen Labien begrenzt. Nach dieser und der lateralen Seite bleibt für einige gleich näher zu beschreibende Gebilde Raum.

In gleicher Höhe mit der der Faecalentleerung dienenden Öffnung liegen beiderseits von dem Wulste rundliche, mit Schleimhaut überzogene Höcker, die lateral bis dicht an die vorn bis zum Nabel auslaufenden Wülste der grossen Schamlippen reichen. An ihrer dem Tumor benachbarten Seite besitzen sie zwei Öffnungen, die in schräger kranio-kaudaler Richtung dicht hintereinander liegen. Die medial gelegene ist die Mündung des W o l f f-schen Ganges, während das andere mehr spaltförmige Lumen das Ende des Ureters darstellt.

Distal von den Höckern erstreckt sich, von den grossen Labien ausgehend, eine Hautzunge bis an den Tumor hin, die kaudal an eine schmetterlingsförmige, kryptenreiche Schleimhautfläche stösst, welche einen Vaginalspalt, aus dem sich auf Druck schleimiges Sekret entleert, und eine Drüsenmündung aufweist. Rings um diese Lumina sind noch mehrere, ganz feine Öffnungen zu erkennen, die jedenfalls Drüsenausführungsgänge sind. Unten wird die Schleimhautfläche von den Kämmen der gut ausgebildeten und sehr tief sitzenden Labia minora begrenzt. Letztere laufen in eine Raphe aus, die sich noch eine Strecke weit nach dem Steissbeine zu hinzieht. Ein After fehlt an dieser Stelle.

Die Beckenknochen erreichen die Mittellinie nicht, sondern gehen nur bis zur lateralen Furche der grossen Schamlippen.

II. Anatomie des Beckeninnern.

Im kleinen Becken ist in der Medianebene ventral ein dorsal und nach den Seiten hin von Peritoneum überzogener Hohlkörper gelegen. Er ist langhalsig, flaschenähnlich, stark muskulös und im Zustande der Kontraktion. Nach aufwärts ist seine Lichtung bis zum abgeschnittenen Ende zu sondieren Dieses Organ ist die mächtig verdickte Vena umbilicalis, die man durch Einführung einer Sonde bis in den Gefässquerschnitt der Nabelvene verfolgen kann.

Hinter der Vena umbilicalis und von ihr durch einen Wulst, der von dem rechten Rande des kleinen Beckens herzieht, getrennt, tritt in die Tiefe des kleinen Beckens ein Darmabschnitt, der die direkte Fortsetzung der höher gelegenen Teile des Darmes darstellt. Er mündet mit dem oben geschilderten kranialen äusseren Lumen nach aussen. Eine Bauchfellplatte verbindet diesen Darmabschnitt mit einer in der Mittellinie gelegenen hufeisenförmigen Darmpartie, deren kleiner dorsaler Schenkel hart am Eintritt in das kleine Becken blind endet und hier mit einem Mesenterium befestigt ist.

Beide Schenkel des Hufeisens, von denen der längere, ventrale, bis tief in das kleine Becken hineinsteigt, sind durch eine Bauchfellplatte miteinander verbunden. Verfolgt man den längeren ventralen Schenkel, so findet man ihn in der untersten Öffnung der vorgestülpten Kloake ausmünden.

Die Topographie dieser Darmabschnitte zu einem in der Frontalebene des grossen und kleinen Beckens gelegenen Organe, das sogleich beschrieben werden wird, ist die, dass das Colon descendens sowie der ventrale Schenkel des Hufeisen vor ihm, der dorsale Schenkel dagegen hinter ihm gelegen ist. Demnach teilt die Bauchfellplatte, die die Schenkel des hufeisenförmigen Darmabschnittes verbindet, dieses Organ in zwei symmetrische Hälften.

Dicke, wulstige Fortsetzungen dieses Organes steigen in das grosse Becken hinauf. Sie gehen mit einem trichterförmigen, in reiche Falten gelegten Ende freibeweglich nach oben hin seitlich aus. Da sie sich nicht aus der Ebene des grossen Beckens erheben, sind sie an keiner freien Bauchfellplatte aufgehangen. In der freien Bauchfellplatte der Enden dieser Organe liegt je ein platter, gelblich gefärbter Körper. Das Ganze ist als ein Uterus bicornis mit Tuben und Ovarien anzusprechen. Eröffnet man die Höhlen des Uterus bicornis durch einen Einschnitt, so kann man aus jeder der beiden eine Sonde zu der entsprechenden Vaginalöffnung nach aussen vorschieben.

Präpariert man das eine Uterushorn aus seiner Befestigung am Peritoneum heraus, so erscheint am freien Beckenrande zuerst die Arteria umbilicalis, die nach der vorderen Medianebene zu in das kleine Becken hineinsteigt. Kaudal und ventral von ihr verläuft der Ureter, dessen Mündung schon oben erwähnt wurde, dicht auf ihm der Wolffsche Gang, der an der Basis des Uterushornes, spitz zulaufend, endet.

Was nun die Frage nach dem Zustandekommen der Missbildung angeht, so wird hier in erster Linie auf die Genese der ähnlich liegenden Ectopia vesicae überzugreifen sein, die von Reichel kritische und ausgedehnte Bearbeitung gefunden hat.[1]) Da es auch hier nicht zum Schlusse des Beckenringes gekommen ist, so werden die gleichen Erwägungen, die diese Anomalie mit der der Medianebene in Zusammenhang gebracht haben, auch für den eben beschriebenen Fall Geltung behalten. Diese Beziehung ist schon von Vialleton meines Wissens zuerst aufgestellt worden. Er half sich mit der Hypothese von einer

[1]) Siehe Anmerkung pag. 754.

Entwicklungshemmung der zwischen Analmembran und Nabel gelegenen primordialen Bauchwand und führte die Spaltbildung auf einen Zerfall des Kloakenpfropfes, der „Uralplatte" Fleischmanns, des soliden entodermalen ventralen Kloakenteiles, zurück. Reichel hielt ihm entgegen, dass die Bauchwand unterhalb des Nabels in Konsequenz dieser Hypothese überhaupt fehlen müsse; denn wenn die Membrana reuniens inferior sich nicht gebildet hat, können sich in ihr auch die Muskeln etc. später nicht vorschieben. Davon ist aber gar keine Rede. Es handelt sich überhaupt um keinen Defekt, sondern nur um ein Klaffen der freilich sämtlich im Wachstum etwas zurückgebliebenen Teile in der Medianlinie. Mit Recht bemerkt Reichel, dass die Fälle ohne Spalt des Beckenringes durch diese Hypothese ohne Erklärung bleiben müssen.

Der letztere Autor hat in seiner trefflichen, wenn auch in manchen Punkten überholten Arbeit die Ursache in einem Offenbleiben der normalerweise verschmelzenden Ränder der Primitivrinne sehen wollen. Er unterlegt diesem Gedanken eine Analogie zwischen Vögeln und Säugetieren in der Bildung der Aftermembran aus dem Urmunde, die bekanntlich bei den ersteren dadurch zustande kommt, dass die beiden Seiten der vorderen Urmundslippe zusammenrücken, verschmelzen und nur hinten eine lose Aneinanderlagerung von Ektoderm und Entoderm, die Aftermembran, übrig lassen.

Reichel denkt sich, dass in der Verschmelzung der Ränder der Primitivrinne in dem Stück, das hinter der Aftermembran gelegen ist, eine Störung eintritt, die zu einem medianen Längsspalt, mindestens aber zu einem blossen Aneinanderliegen der Teile führt. Vereinige sich, was Reichel für ziemlich selten hält, wenigstens das Ende der Rinne, so sei die Membrana reuniens inferior und damit auch die spätere Bauchwand dicht unterhalb des Nabels ungespalten. Es bestehe dann ein geschlossener Nabelring, indem ein schmaler Streifen der vorderen Haut kaudal vom Nabel gefunden werde.

Reichel beruft sich bei seiner Erklärung besonders auf die Arbeiten von Strahl und Keibel, die hinter der Aftermembran einen Rest des Primitivstreifens gefunden hatten, sowie auf das Vorkommen gewisser, freilich lebensunfähiger Missbildungen bei Mensch und Tier, die durch ein Bestehen-, resp. Offenbleiben

der Primitivrinne im vorderen Abschnitte des Primitivstreifens allein ihre Erklärung finden.

Den Tiefstand des Nabels bezieht Reichel auf eine ungenügende primäre Gewebsbildung; den mangelnden Beckenschluss hält er für eine einfache Folge der primären Spalte der Membrana reuniens inferior.

Den direkten Übergang der äusseren Haut in die gespaltene Blasenschleimhaut, sowie den stets gleichzeitig vorhandenen Bauchdeckenspalt erklärt er aus dem direkten Übergang des Ektoderms in das Entoderm im Bereiche der nicht verschmolzenen Primitivrinne.

Bemerkenswerter sind die Ausführungen Reichels bezüglich der Kombination von Blasenbauchspalte und Kloakenbildung. Ich gebe hier seine Erklärung in extenso wieder. Er sieht die Ursache der Störung in einem ausbleibenden oder ungenügenden Herabtreten des Septum Douglasii und einer Entwicklungshemmung der Rathkeschen Falten. Dass er inbezug auf letzteren Punkt in falschen Vorstellungen befangen gewesen, hat schon Fleischmann des weiteren ausgeführt. Reichel setzt die Genese der verschiedenen Kloakenbildungen in eine recht frühe Entwicklungsperiode. Er hält sie für später entstanden als die Blasenspalte, und nimmt die 4.—6. Woche des Foetallebens an.

Über das völlige Fehlen der Harnblase, eine Einmündung der Ureteren in der Gegend des Blasenhalses in die Urethra, Beobachtungen, die er für teilweise sehr wenig beglaubigt hält, finde ich bei diesem Autor die Bemerkung, dass sie entwicklungsgeschichtlich leicht zu begreifen seien durch die einfache Annahme, dass nur der Teil des Sinus urogenitalis, der unterhalb der hoch oben gelegenen Einmündung der Wolffschen Gänge liege, zur Entwicklung gekommen, der obere jedoch nicht weiter mitgewachsen sei. Man sieht, dass Reichel eine in der Höhe des Kloakenseptums lokalisierte Hemmungsbildung annimmt.

Nach diesem historischen Überblicke über die Aetiologie ähnlicher Missbildungen will ich es versuchen, aus den vorliegenden, zum Teil noch sehr kontroversen Angaben der Embryologen eine Genese der Abnormität unseres Falles abzuleiten. Es sei dazu bemerkt, dass die folgende Darstellung unter keinen Umständen beanspruchen will, eine tatsächliche Erklärung der

ohne Zweifel schwierig zu deutenden Zustände zu sein, sondern als hypothetische Analyse an der Hand bisher bekannter Entwicklungsvorgänge die seltene Missbildung dem Verständnisse näher rücken soll.

Bezüglich der embryologischen Daten halte ich mich zunächst an die Untersuchungen Disses über das Kaudalende des Maulwurfembryo und an die klärenden Ausführungen Fleischmanns und seiner Schüler, die in nicht unerheblicher Weise die bisherigen Anschauungen modifiziert haben. Da es mir leider an Zeit und Gelegenheit mangelt, die bezüglichen Verhältnisse selbst zu studieren, stütze ich mich vollständig auf die Angaben dieser Forscher und das Studium der von ihnen gegebenen Belege.

Von vornherein muss man wohl die Annahme machen, dass die Missbildung, wenn sie, was wohl keinem Zweifel unterliegen dürfte, einen auf einer niedrigen Entwicklungsstufe stehen gebliebenen Zustand repräsentiert, mit der Kloake in Zusammenhang zu bringen ist. Zu keiner anderen Zeit existiert an der ventralen Leibeswand eine Entodermfläche, die Darmstücke aufnimmt. Zudem zwingt der Umstand, dass die weiblichen Geschlechtsorgane in doppelter Anlage vorhanden sind, dazu, die Entstehung in eine Zeit zu setzen, in welcher die Müllerschen Gänge noch nicht vereinigt waren. Das ist aber nur zurzeit des Bestehens einer Kloake der Fall.

Man versteht unter der Kloake der ältesten Zeit einen stets mit der vorderen Bauchwand in Verbindung befindlichen Hohlraum, der zwischen Nabel und Schwanzwurzel sowie Chorda dorsalis und Bauchwandung gelegen ist. In ihm münden am Kopfende Enddarm und Allantois, kaudal der Schwanzdarm, ungefähr in der Mitte beiderseits die Wolffschen Gänge. Dieser Hohlraum ist von Entoderm ausgekleidet.

Es ist am vorteilhaftesten, sich über die ursprüngliche Form der Kloake an der Hand des von Keibel gegebenen Modelles eines Embryos von 4,2 mm grösster Länge zu orientieren.

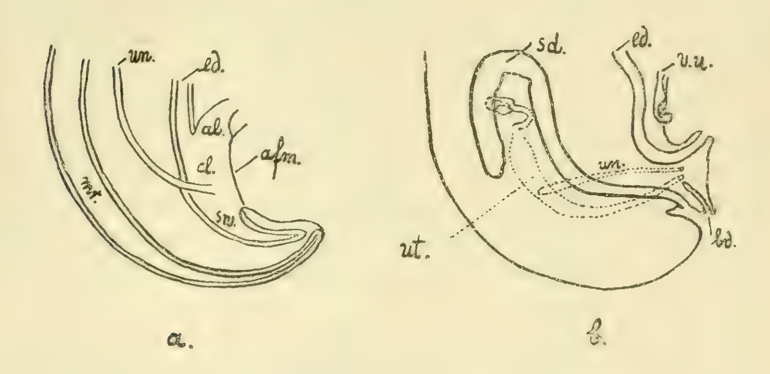
Ich gebe hier seine Abbildung wieder und setze daneben die Profilskizze der Missbildung.

In diese Periode der Kloakenausbildung, oder eher noch früher, muss man die Entstehung der Missbildung setzen.

Da schon während der Teilung der Kloake in Darm und Blase das Kloakenseptum sich ausbildet, hier aber keine Blase

vorhanden ist, so ist man wohl gezwungen, aus diesem Grunde auf eine mangelnde Ausbildung eines Septums zu schliessen.

Dazu kommt, dass die kranial von der Vagina in gleicher Höhe mit der Enddarmmündung gelegenen Endigungen der Ureteren noch frei nach aussen münden und eine Harnröhre nicht



Schema des Keibelschen Modelles *(a)* und der Missbildung *(b)*. (Profil).

a. entspricht einem Embryo von 4,2 mm Länge.

Erklärung: *afm.* = Aftermembran; *al.* = Allantoisgang; *bd.* = blindendende Darmstücke; *cl.* = Cloake; *ed.* = Enddarm; *mr.* Medullarrohr; *sd.* = grosses, S-förmiges, blindes Darmstück; *sw.* = Schwanzdarm; *Un.* = Urnierengang (Wolffscher Gang); *ut.* = Uterus mit Tube und Vagina; *Vu.* = Vena umbilicalis.

vorhanden ist. Die Harnröhre entsteht aber nach Disse aus dem Kloakenseptum. Da nun ferner noch nach diesem Autor das Endstück des Rektum (nach Fleischmann das Analrohr) die Anlage zum späteren After wird, indem es sich aus der Uralplatte loslöst, hier bei der Missbildung aber ein After fehlt, so ist auch aus dieser Erwägung wahrscheinlich, dass kein Kloakenseptum gebildet oder weiter entwickelt wurde.

Disse gibt an, dass das Septum unterhalb der Einmündung der Wolffschen Gänge angelegt wird. Hier sind aber die Urnierengänge zur Ausbildung gekommen. Demnach ist anzunehmen, dass dieser obere Teil der Kloake sich weiterbilden konnte und in die Missstaltung nur das den späteren Sinus urodaei Fleischmanns bildende Stück der Kloake einbegriffen ist.

Wäre die ganze Kloake betroffen, so wäre ja das Stück Ektoderm bezw. Haut, das sich distal vom Nabel befindet, nicht zu erklären, sondern man müsste einen Spalt bis zum Nabel vorfinden, da bis dahin in der frühesten Zeit (nach Disse) die Kloake reicht.

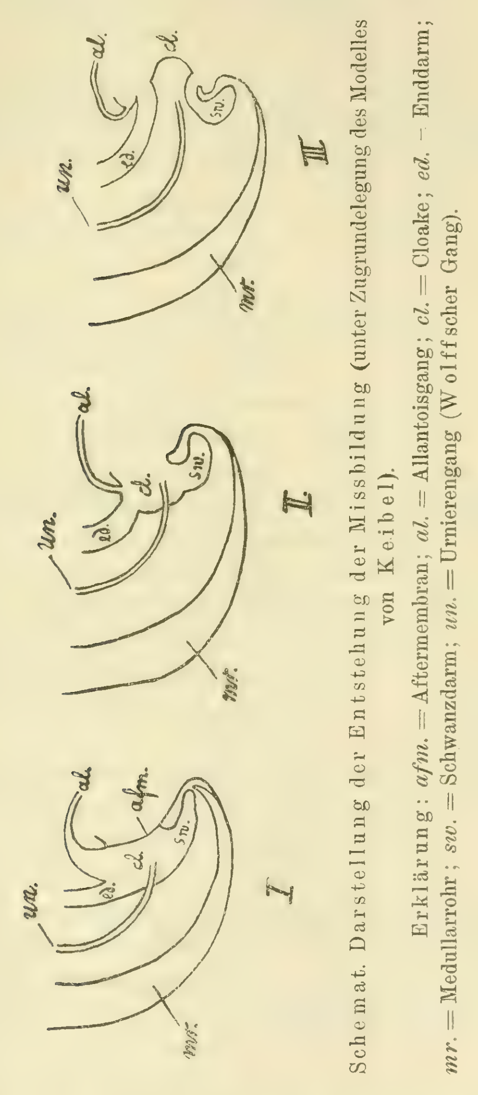
Es muss demnach die Entstehung der Missbildung in eine Zeit gesetzt werden, in der die Kloake der ventralen Leibeswand anliegt und nur ventral von der aus Ektoderm und Entoderm bestehenden Kloakenmembran begrenzt ist.

Später als die Anlage des Afters erfolgt, nach Schwarztrauber, der Durchbruch des Urodaeums, die Bildung der Uralpforte, die später zur Mündung des Sinus urogenitalis und bei weiblichen Wesen zur Rima pudendi wird. Also wird man, die Richtigkeit der bisherigen Konstruktion der Hypothese vorausgesetzt, auf ein Fehlen dieser schliessen müssen. Und das verhält sich in der Tat so.

Die Clitoris, die bei der Missbildung fehlt, wird nach demselben Autor von einer hufeisenförmigen Epithelfalte gebildet, die unterhalb des Lippengipfels des Phallushöckers, d. h. des Genitalhöckers der früheren Autoren, in das Mesoderm einwächst. Überhaupt bildet der Phallushöcker die Anlage der späteren Regio analis, perinealis, pubica und umbilicalis, und an ihm entsteht der künftige After sowie die Urogenitalöffnung. Er wird vom mittleren Keimblatte gebildet; nur zieht an der der Kloake zugewandten Seite die Phallusleiste als aus dem Entoderm der Kloake bestehende Epithelzunge vor. Über die Beziehung dieses Mesodermteiles zur Kloake wird weiter unten noch eingegangen werden.

Disse gibt an, dass die Kloake im Laufe ihrer Entwicklung ventral vorrückt und die zu beiden Seiten gelegene Mesodermlage sich gleichzeitig damit verstärkt. In diesem Mesodermwulste liegt dann später die Anlage des Kloakenseptums. Nur in der Mitte fehlt das Mesoderm auf einer kurzen Strecke. Infolgedessen liegt hier das Ektoderm unmittelbar auf dem Entoderm der Kloake. Nun ist es nach den oben gemachten Ausführungen wahrscheinlich, dass sich kein Kloakenhöcker gebildet hat, es also nicht zu einer Verlagerung der Kloake und mithin nicht zu einer Zerrung des ventralen Schwanzdarmendes, die (nach Disse) infolge davon eintritt, gekommen ist. Nimmt

man nun mit diesem Forscher an, dass die Rückbildung des Schwanzdarmes in ursächlichem Zusammenhange mit dieser Zerrung steht, so wird man wohl nicht fehlgehen in der An-



Schemat. Darstellung der Entstehung der Missbildung (unter Zugrundelegung des Modelles von Keibel).

Erklärung: *afm.* = Aftermembran; *al.* = Allantoisgang; *cl.* = Cloake; *ed.* = Enddarm; *mr.* = Medullarrohr; *sw.* = Schwanzdarm; *un.* = Urnierengang (Wolffscher Gang).

nahme, dass in dem Ausbleiben dieser Zerrung eine Ursache für eine Persistenz dieses Darmstückes gelegen haben kann, und dass jenes bei der Missbildung kaudal gelegene Darmstück (d)

identisch ist mit einem bestehen gebliebenen Schwanzdarme. Darnach würde man die erste Ursache in einem Stehenbleiben in der Ausbildung des mittleren Keimblattes zu suchen haben, die sich auch zum Teil auf das später den Phallushöcker bildende Gewebe erstreckt hat.

Übereinstimmend wird von allen Untersuchern hervorgehoben, dass da, wo der mediane, der Bauchwand eingelagerte Kloakenteil vorhanden ist, die schwächste Stelle der vorderen Leibeswand liegt. Man wird die Annahme nicht umgehen können, dass bei der beschriebenen Missbildung tatsächlich an dieser Stelle ein Durchbruch erfolgt ist, und infolgedessen die hintere Kloakenwand sich nach vorne vorstülpen konnte, in der Weise, wie das die vorstehenden Schemata erkennen lassen.

Aus der geringen Mesodermausbildung, vor allem aber aus dem Zwischentreten der prolabierten Kloake mag die fehlende Vereinigung des knöchernen Beckenringes erklärt sein.

Nur die beiden zwischen Enddarmmündung (a) und distalem Darmende (d) gelegenen Darmstücke (b und c) vermag ich nicht zu deuten, sodass die Frage offen bleiben muss, ob sie ein noch unbekanntes Glied in der noch allzu lückenhaften Entstehungsgeschichte der primären Kloake darstellen oder anormale Darmausstülpungen sind, vielleicht verursacht durch die Weiterbildung der missgestalteten Genitalgegend nach Analogie der das Analrohr bildenden Darmteile.

Ich halte es nicht für unnötig, den Wert dieser nach tatsächlich bei menschlichen Embryonen beobachteten Entwicklungszuständen kombinierten, wenn auch natürlich völlig hypothetischen Darstellung dem Entstehungsmodus Reichels gegenüberzustellen, dem diese Stütze vollständig fehlt; möchte aber nicht soweit gehen zu behaupten, dass seine Ausführungen jeder Unterlage entbehren und nicht auch die späteren merkwürdigen Zustände plausibel zu machen vermögen.

Literaturverzeichnis.

1. Ahlfeld, Fr.: Die Missbildungen des Menschen. Mit Atlas. 1880—1882.
2. Bonnet: Über die Entwicklung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern etc. Anatom. Anzeiger, 1888.
3. Born: G.: Die Entwicklung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugetieren. In Merkel-Bonnets Ergebnissen der Anat. und Entw.-Gesch., III. Bd., 1893.
4. Disse: Über die Entwicklung des Kloakenhöckers bei Talpa europaea. Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförder. d. ges. Naturw. zu Marburg, No. 5, 1904.
5. Fleischmann, A.: Morphol. Studien über Kloake und Phallus der Amnioten (1. Forts.).
   VI. Schwarztrauber, Joh.: Kloake und Phallus des Schafes und Schweines.
   VII. Fleischmann: Historisch-kritische Betrachtungen.
   VIII. Derselbe: Die Stilistik des Urodäums. Gegenbauers Morph. Jahrb., 32. Bd., 1. Heft, Leipzig, 1903.
6. Förster, A.: Die Missbildungen des Menschen. 2. Aufl., Jena, 1865.
7. Keibel, F.: Zur Entwicklung der Harnblase. Anatom. Anzeiger, No. 7, 1891.
   Derselbe: Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchen-embryos. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt., 1888.
8. Nagel: Über die Entwicklung der inneren und äusseren Genitalien beim menschlichen Weibe. Arch. f. Gynäkol., Bd. 45, 1894.
9. Reichel: Die Entstehung der Missbildungen der Harnblase und Harnröhre an der Hand der Entwicklungsgeschichte bearbeitet. Arch. f. klin. Chir., Bd. 46, 1893.
10. Retterer: Sur l'origine et de l'évolution de la région anogénitale des mammifères. Journal de l'Anatomie, 1890.
11. v. Steinbüchel: Über Nabelschnurbruch und Blasenbauchspalte mit Kloakenbildung von seiten des Dünndarms. Arch. f. Gyn., Bd. 60, 1900.
12. Vialleton: Essai embryologique sur le mode de formation de l'exstrophie de la vessie. Arch. provinc. de chir., No. 3, 1892.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXXVII.

Fig. 1. Übersichtsbild. Man erkennt an dem dunklen Tumor die Lumina *a.* für den Austritt der Faeces und *b.* und *c.* für die blind endenden kurzen Darmstücke. *l.mi.* = labia minora. *l.ma.* = labia majora. Nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 2. Sämtliche Lumina des Wulstes sind zu sehen: *a.*, *b.* und *c.* wie in Fig. 1. *d.* = Öffnung für das grosse, S-förmige, blinde Darmstück. *nab.* = Nabel. *vag.* = Vagina. *l.ma.* und *l.mi.* = labia majora und minora. Gezeichnet nach dem Alkoholpräparate.

Fig. 3, Durch Inzision in die Kloakenwand vom Lumen *b.* aus wurde das Peritoneum *(per.)* und das Innere des blind endenden kleinen Darmstückes freigelegt. Bei *a.* treten die Faeces aus. Lateral vom Tumor sieht man die Öffnungen für den Ureter *(ur.)* und den Wolffschen Gang *(wg.)*, weiter unten eine Hautzunge, noch tiefer Schleimhaut mit der Vagina *(vag.)*. Grosse *(l.ma.)* und kleine *(l.mi.)* Schamlippen. Gezeichnet nach dem Alkoholpräparate.

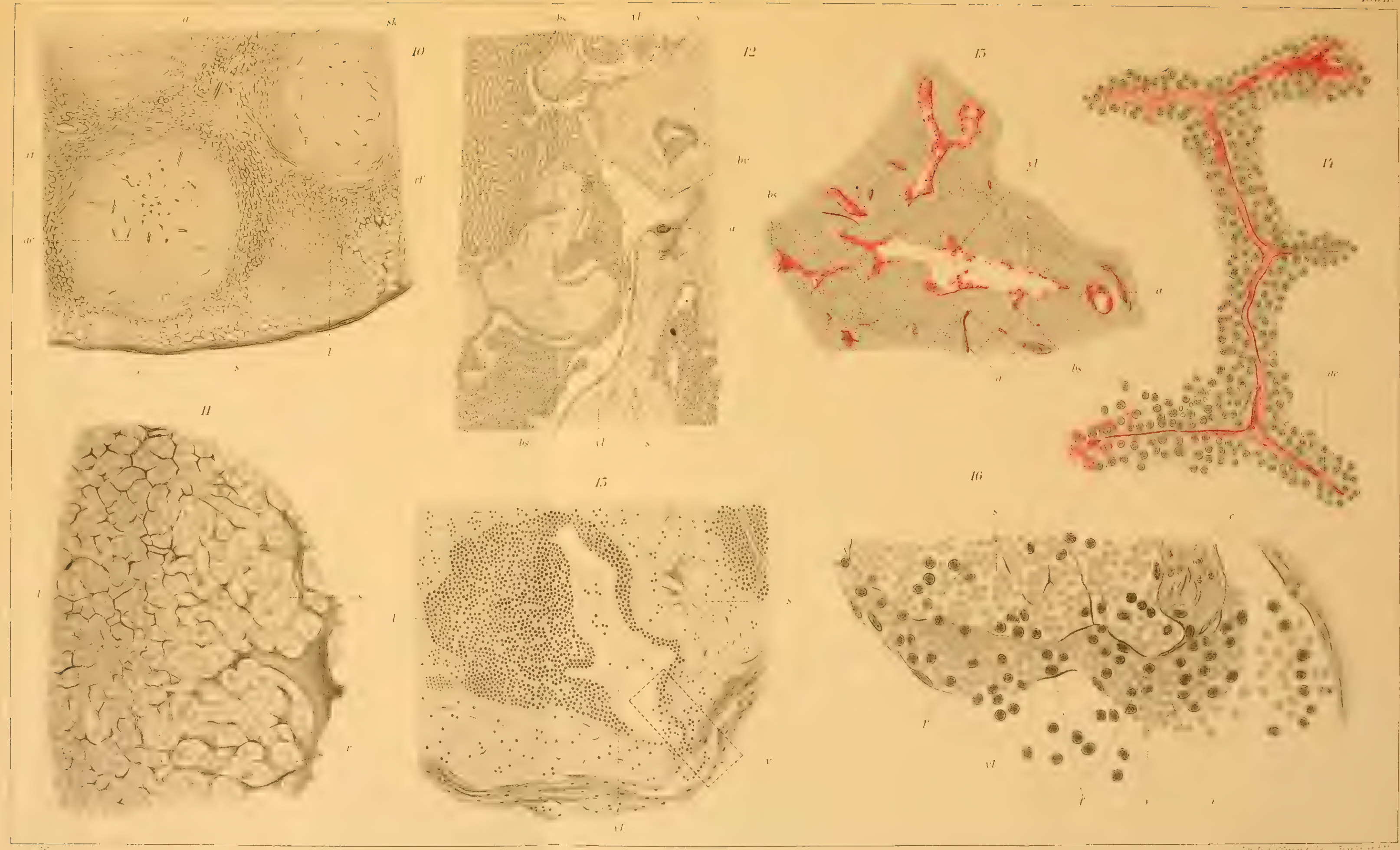
Fig. 4. Übersicht über das Beckeninnere. Photographie (Dr. Dreesen). *v.u.* = Vena umbilicalis. *r.* = Ende des Darmes. *s.* = hufeisenförmiges, dorsal blind endendes Darmstück. *tu.* = Tube. *ut.* = Uterus. *E.* = Eierstock.



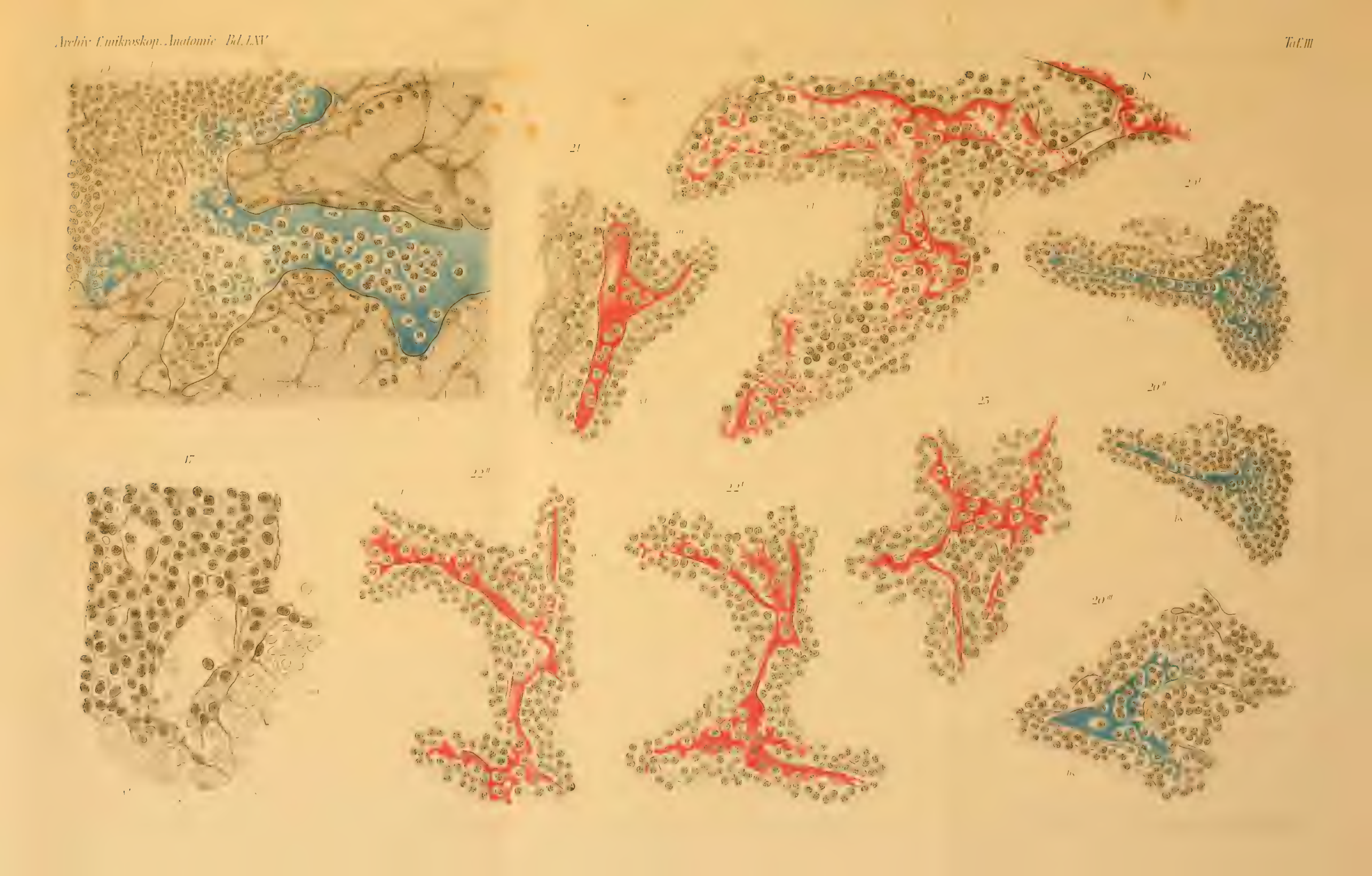






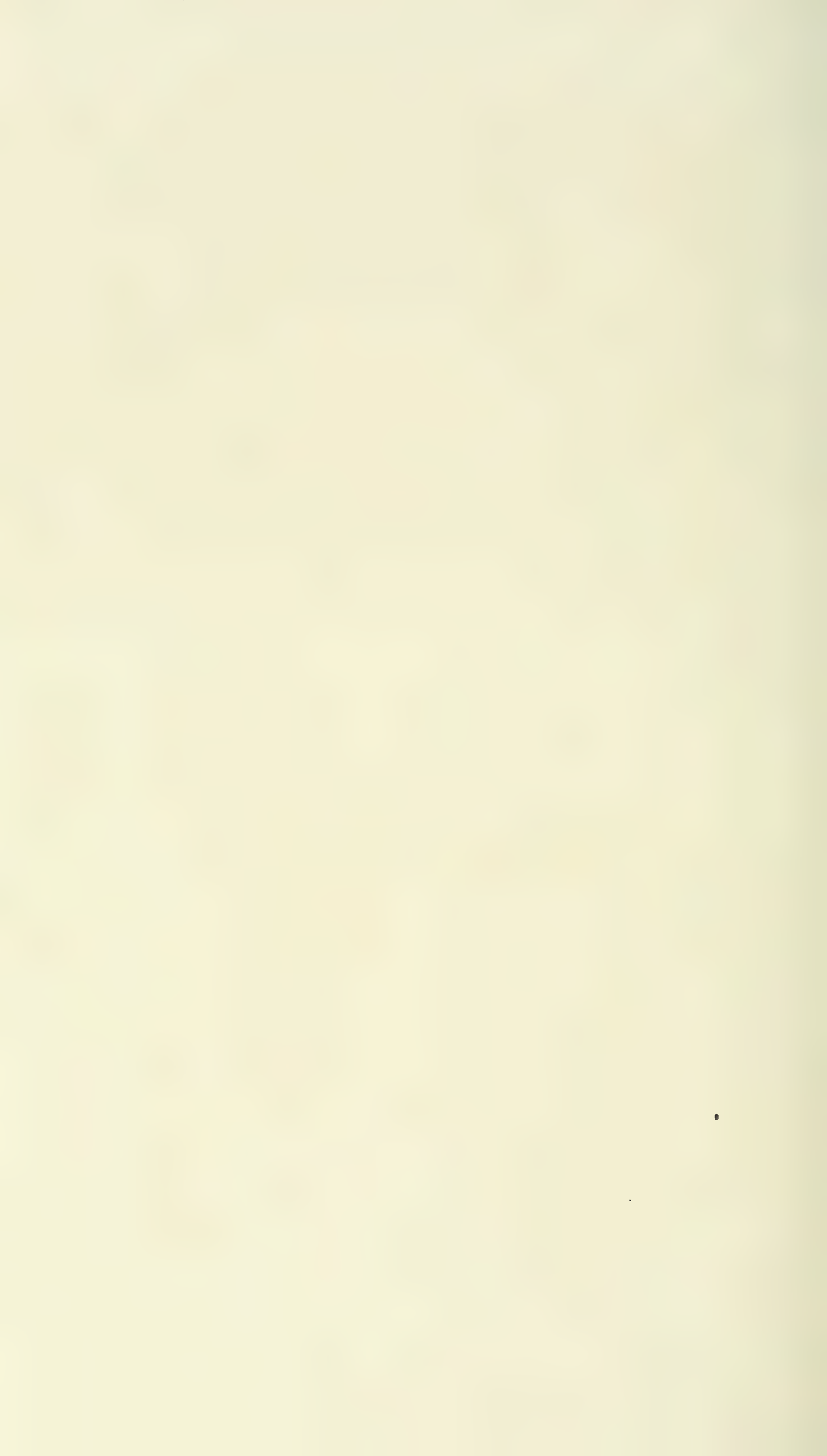





17
21
22''
22'
23
20''
20'''



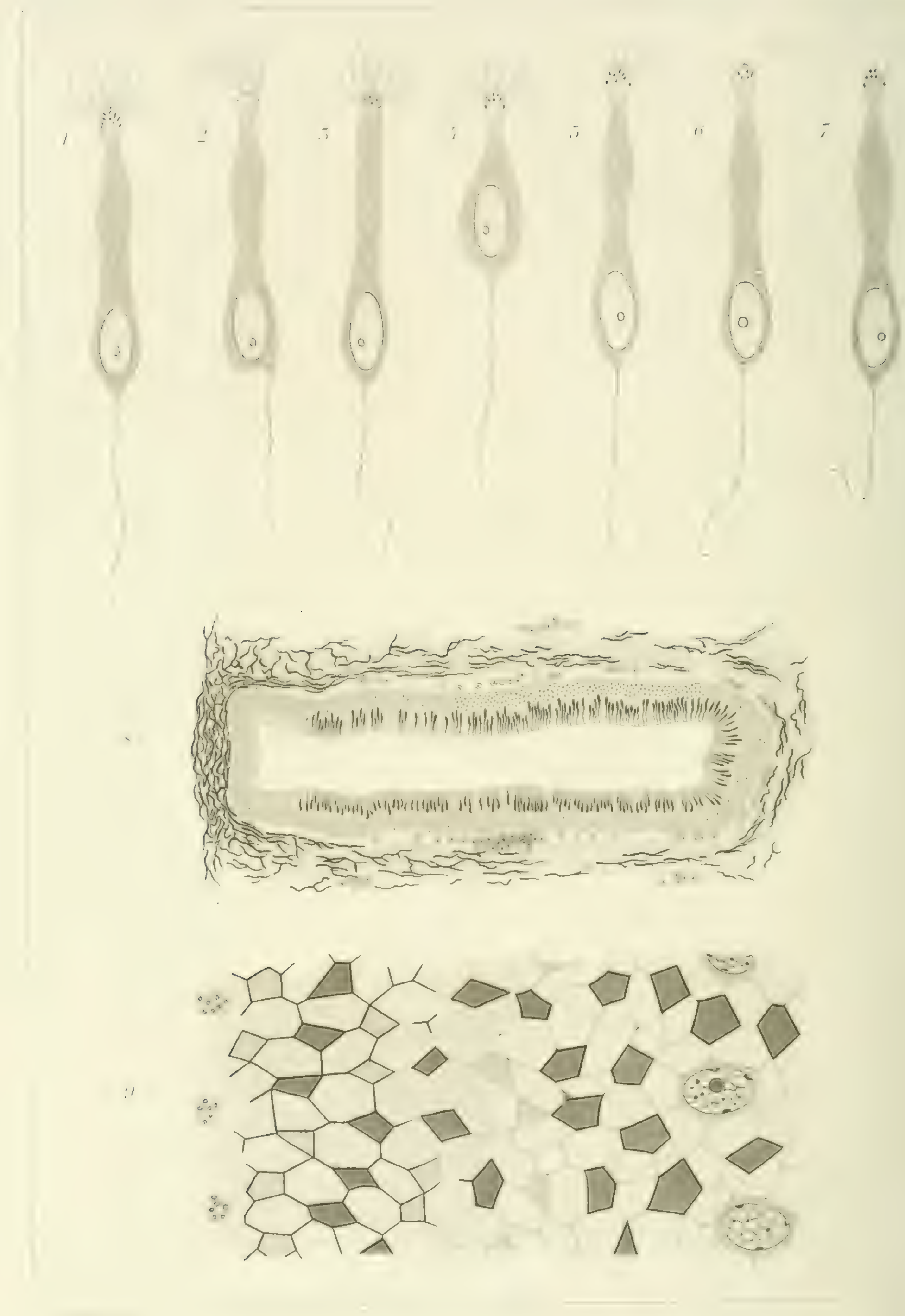




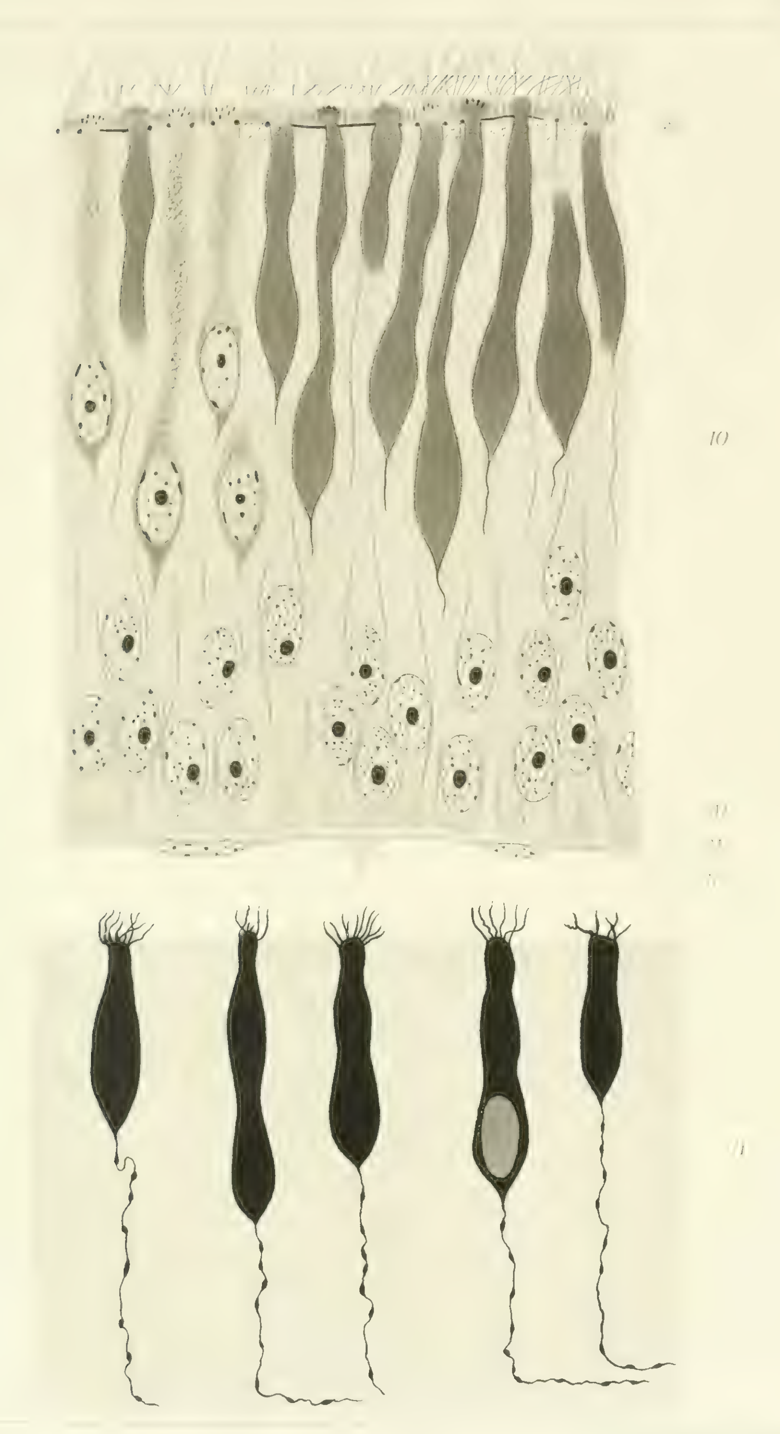

ms
gkr
54
ms
55
ae
mk₁

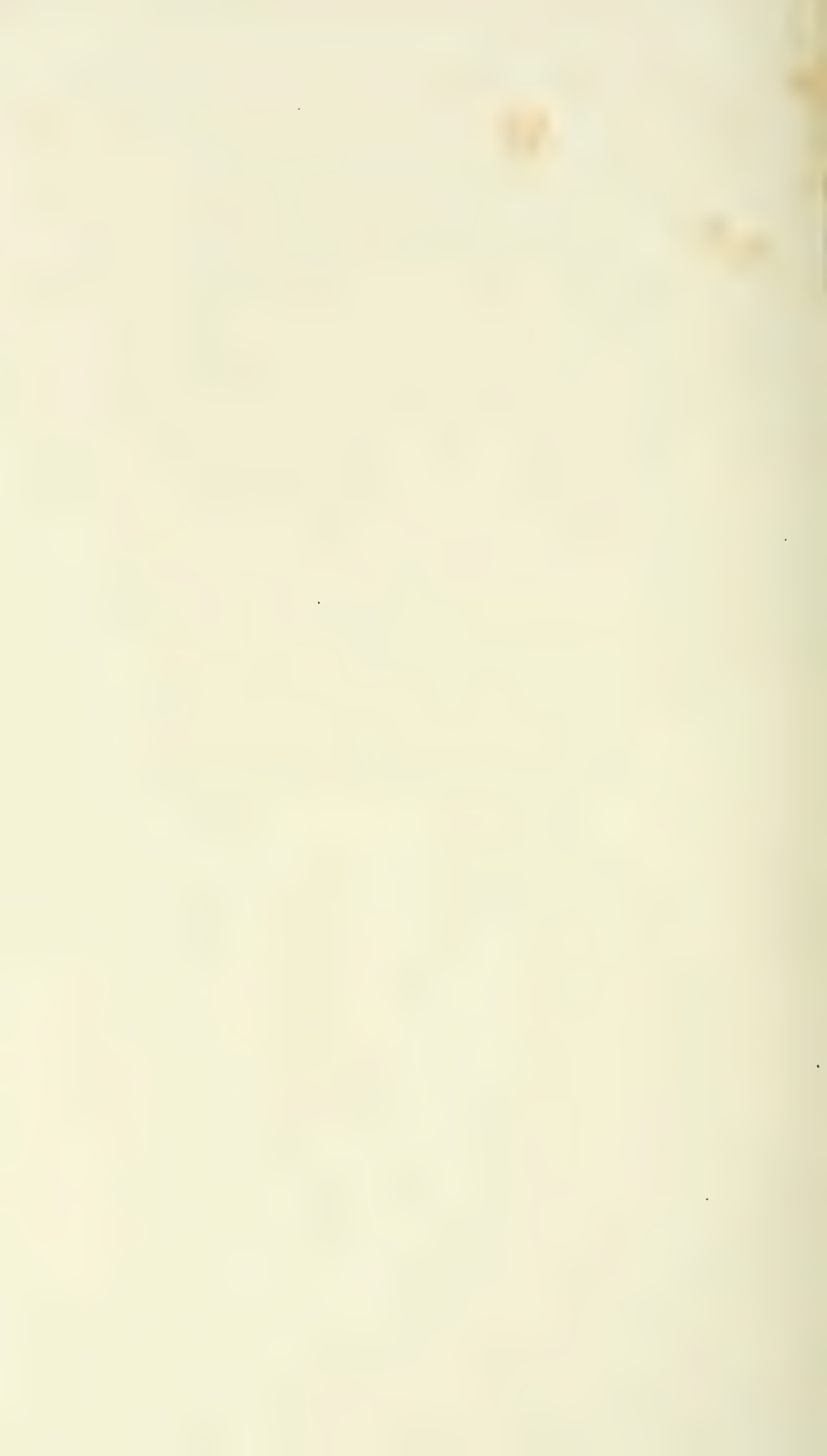





1
2
3
4
5
6
7
9

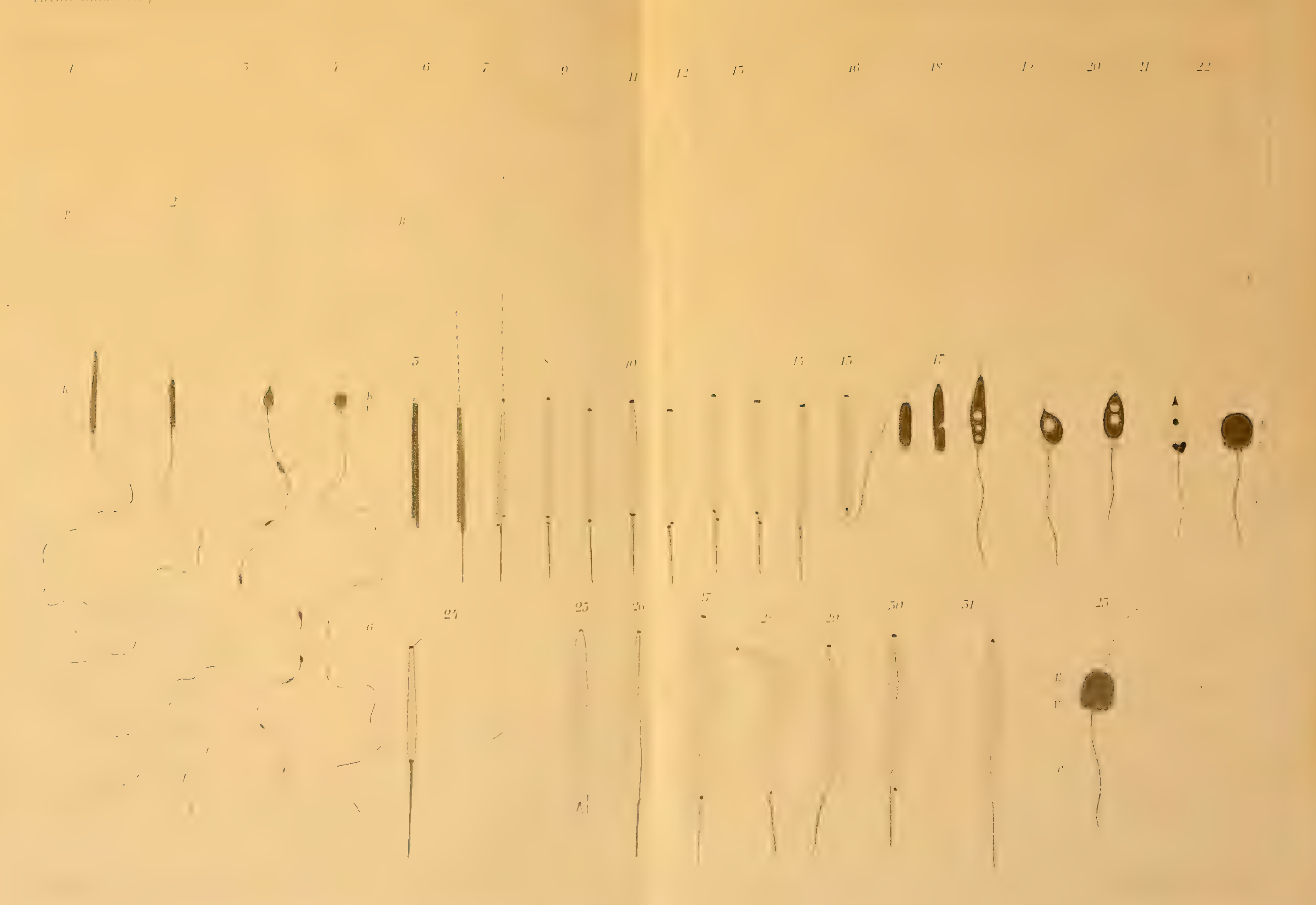
Taf. VI.

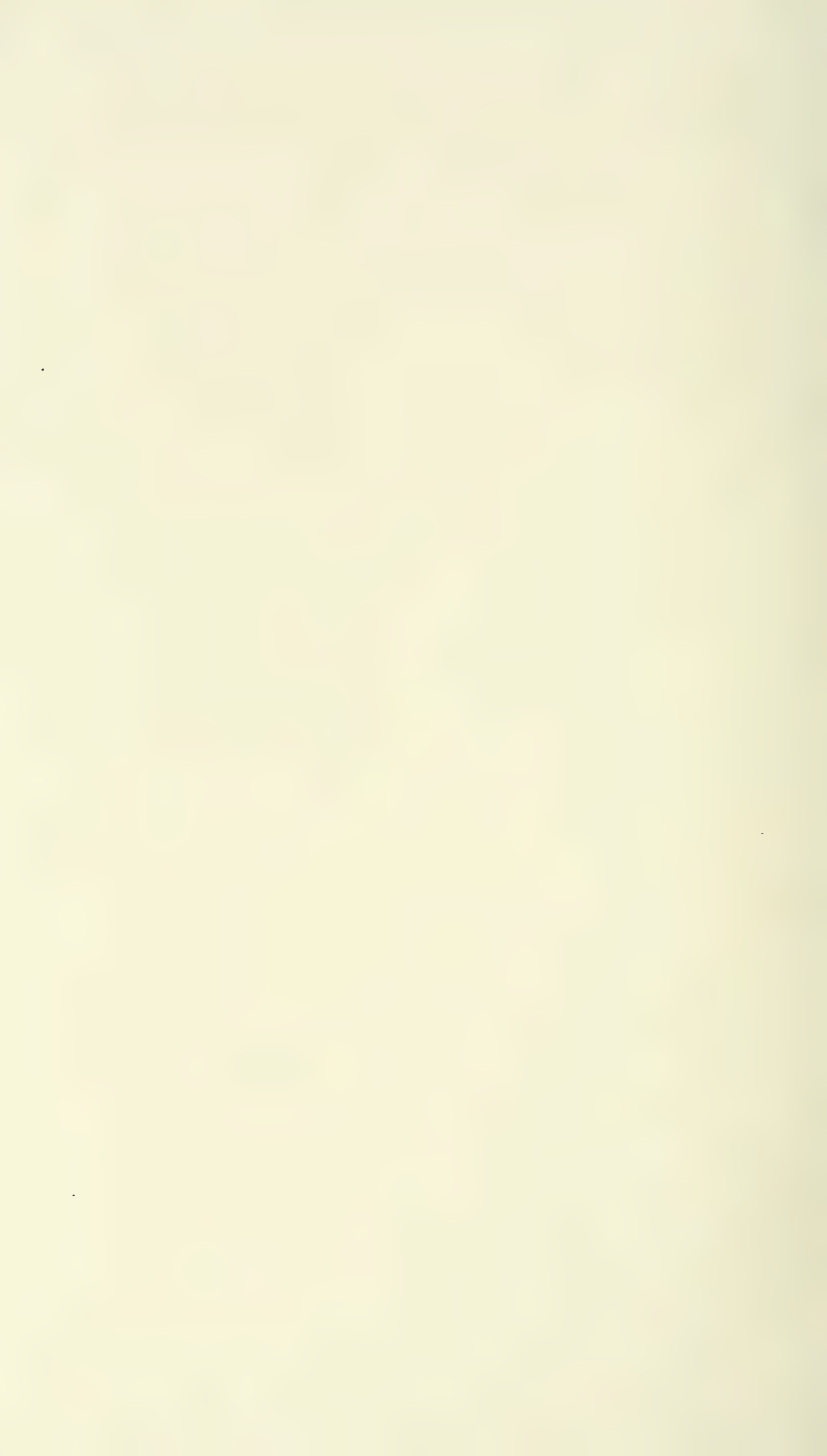








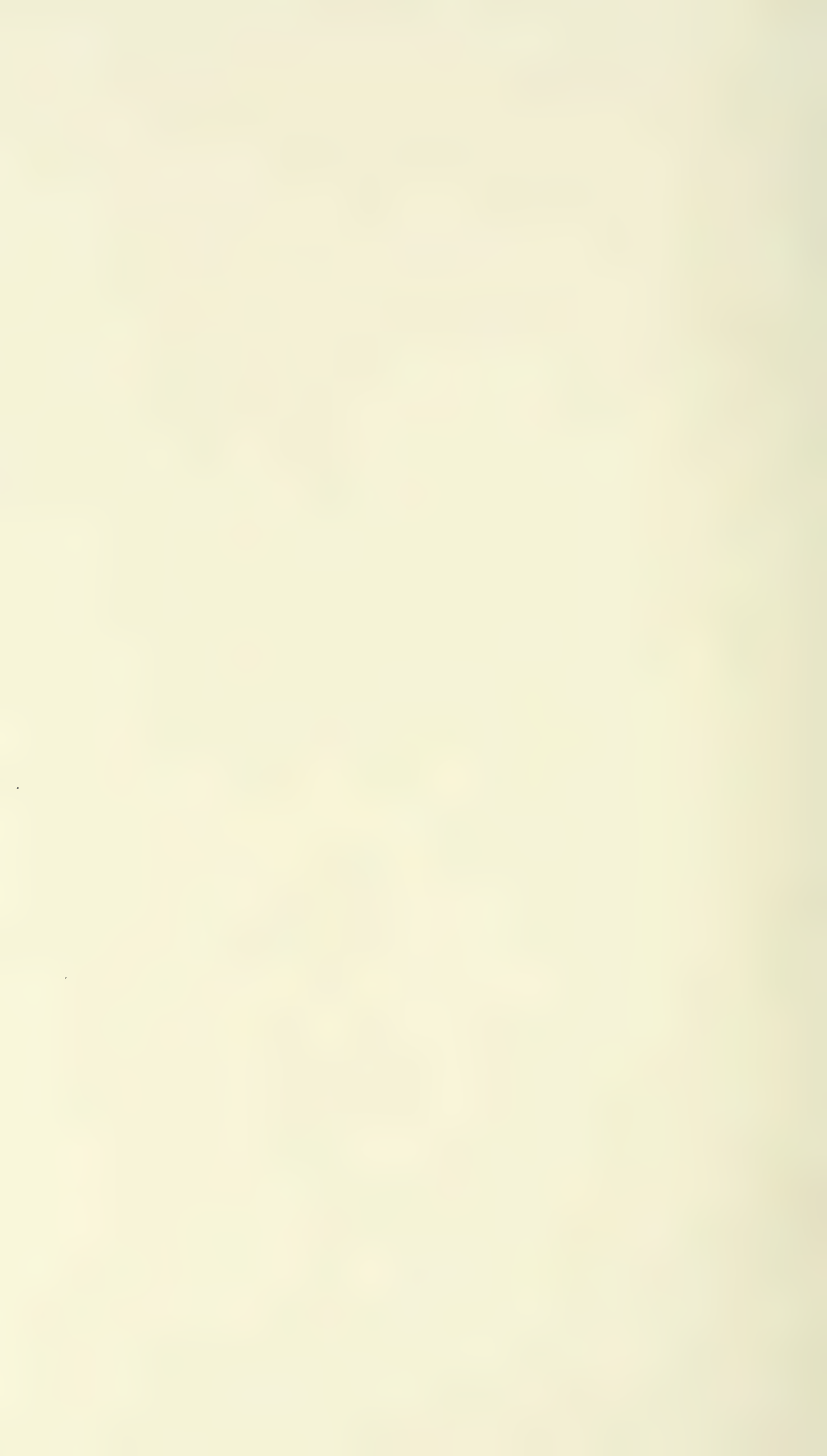






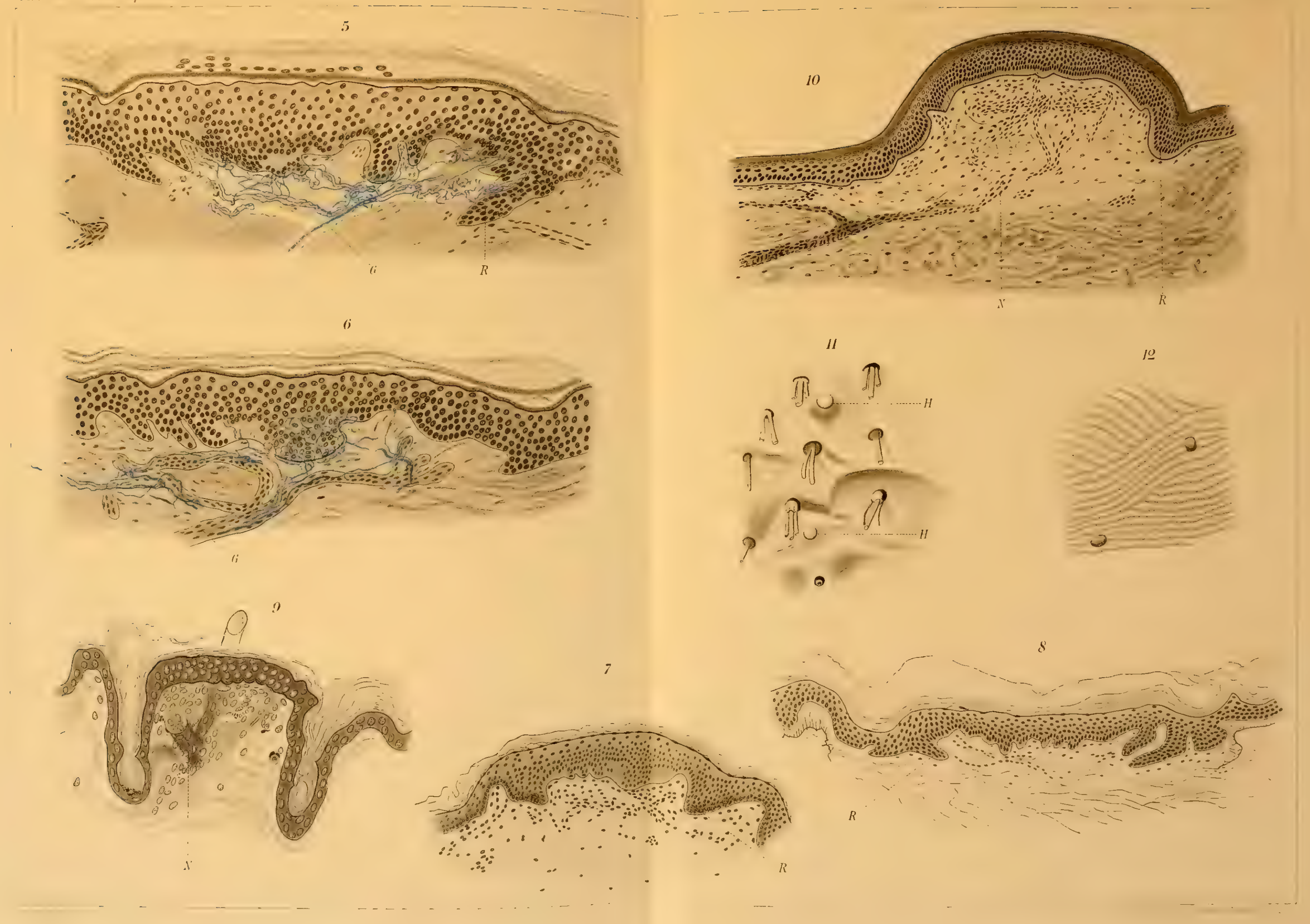



2
3
R
R
1
R
4





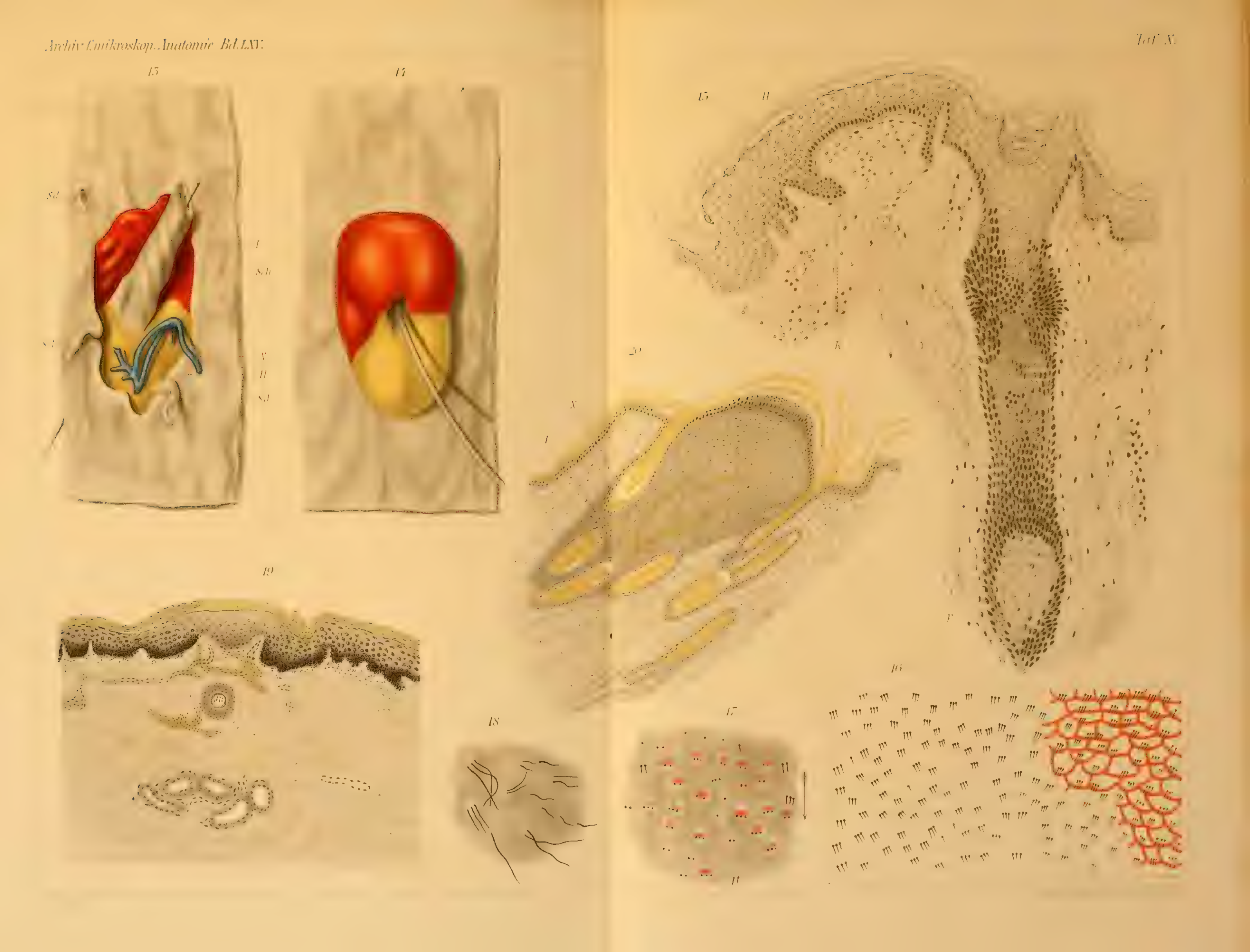


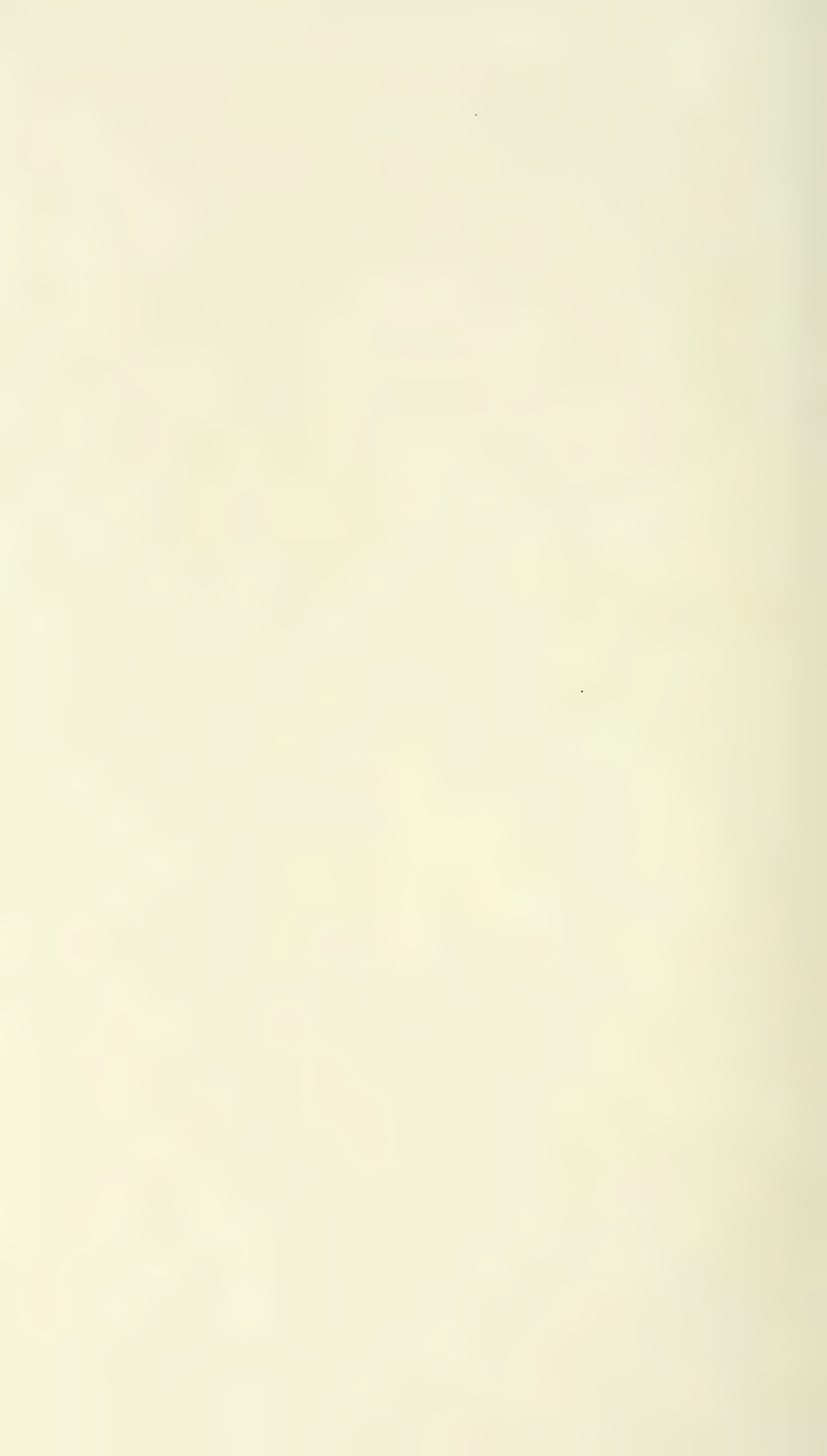

5
G
R
6
G
9
N
7
R
10
N
R
11
H
H
12
8
R









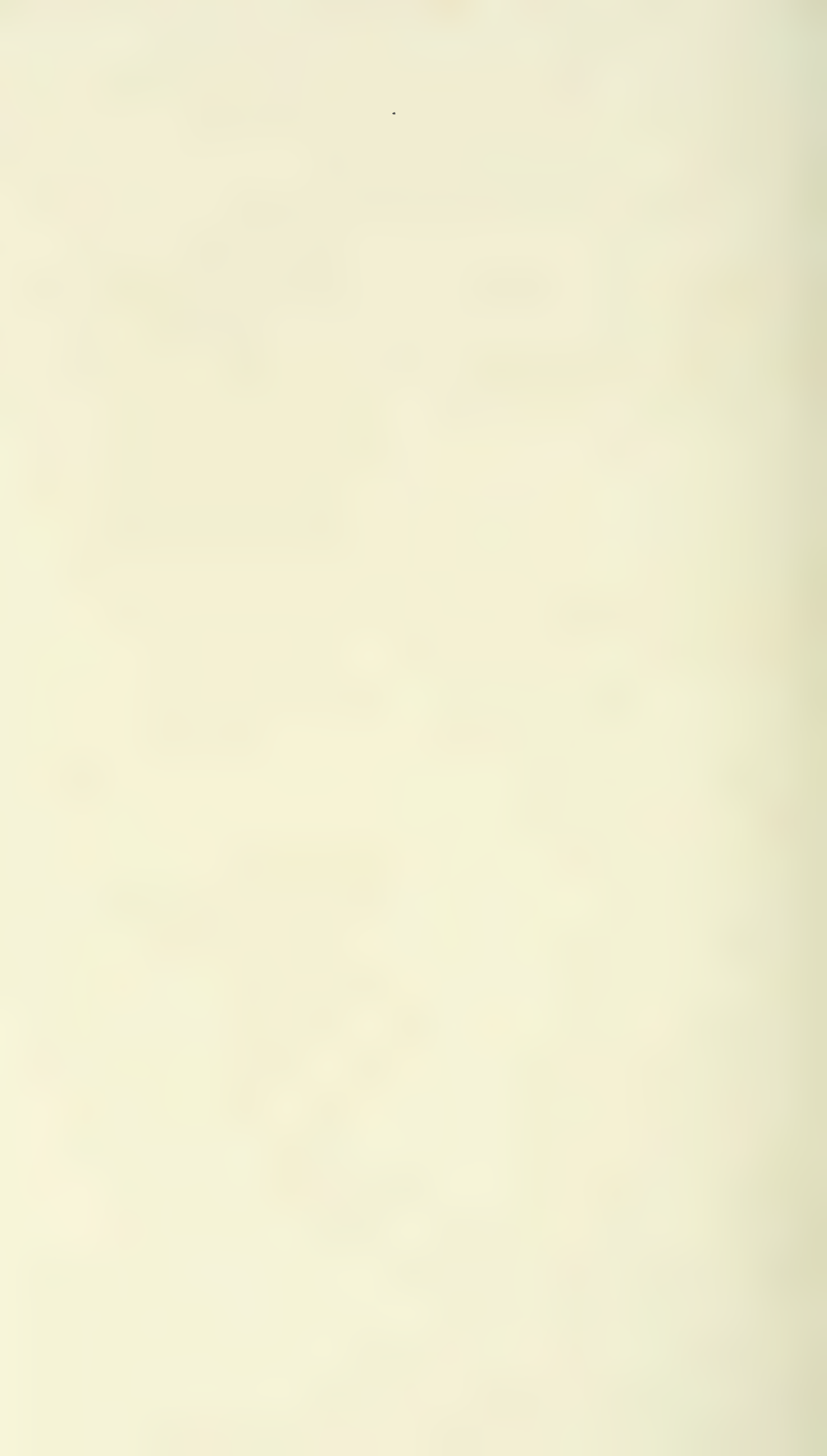






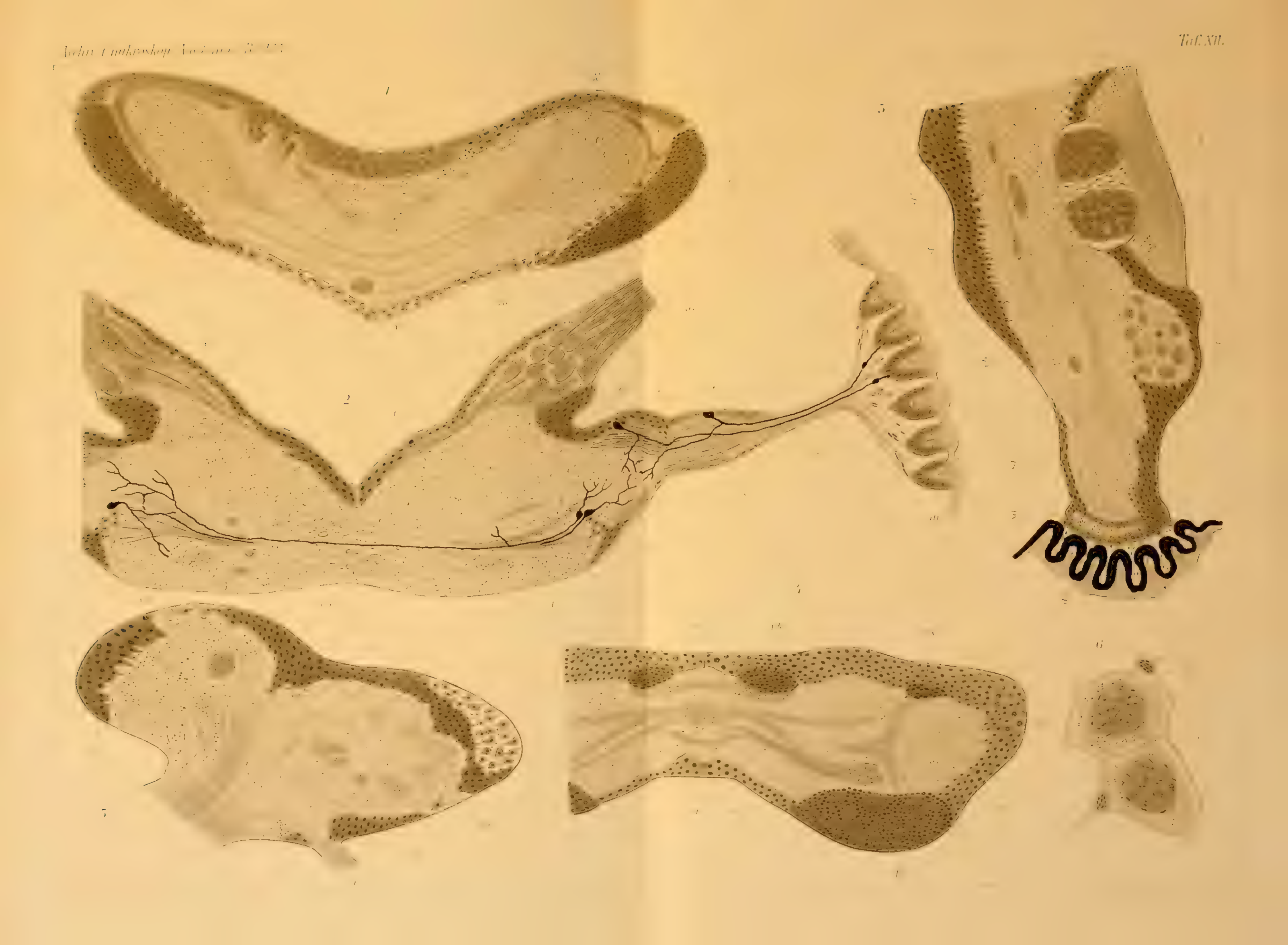


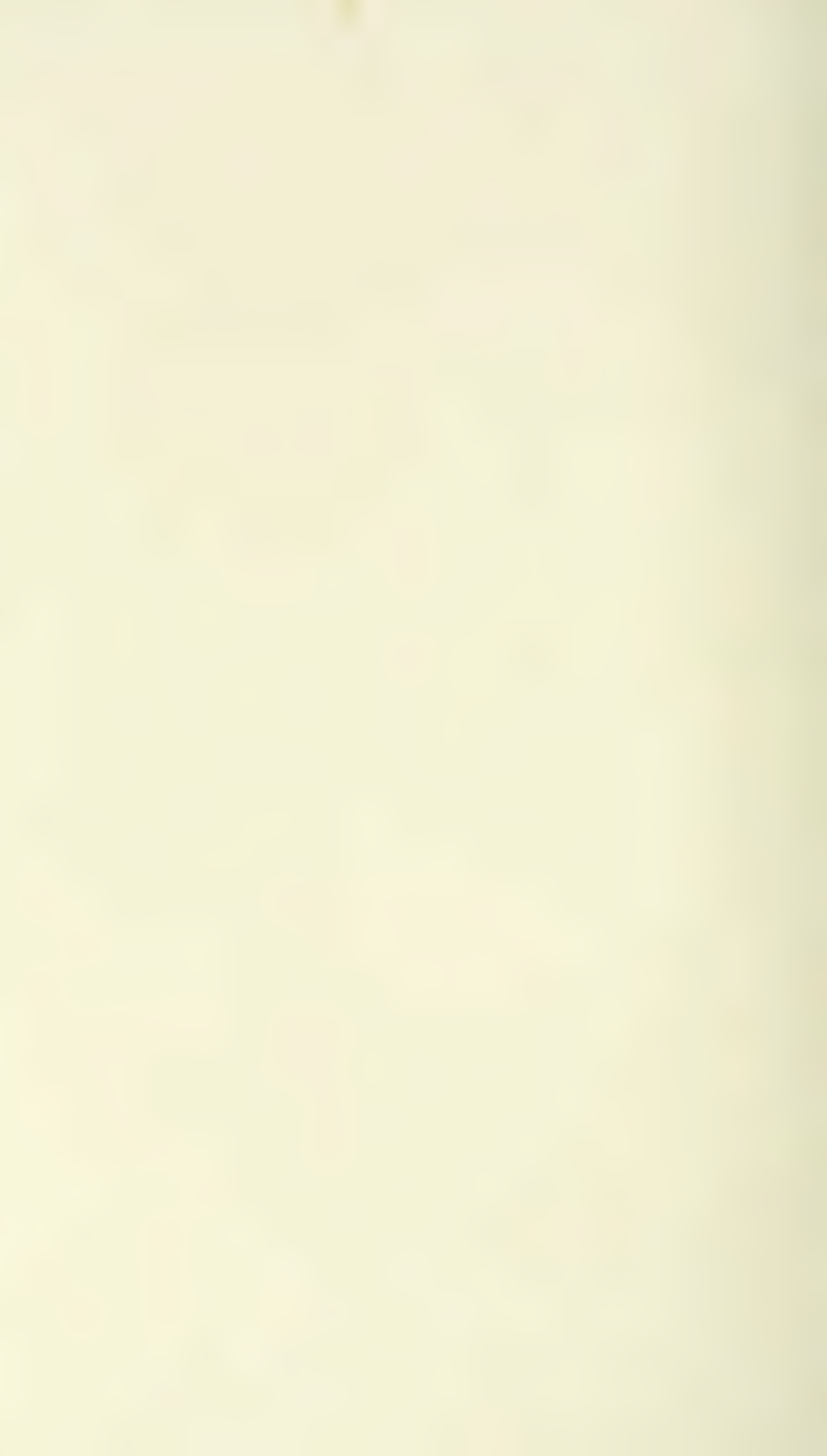
Lith Anst. v Werner & Winter, Frankfurt ⁰/M.





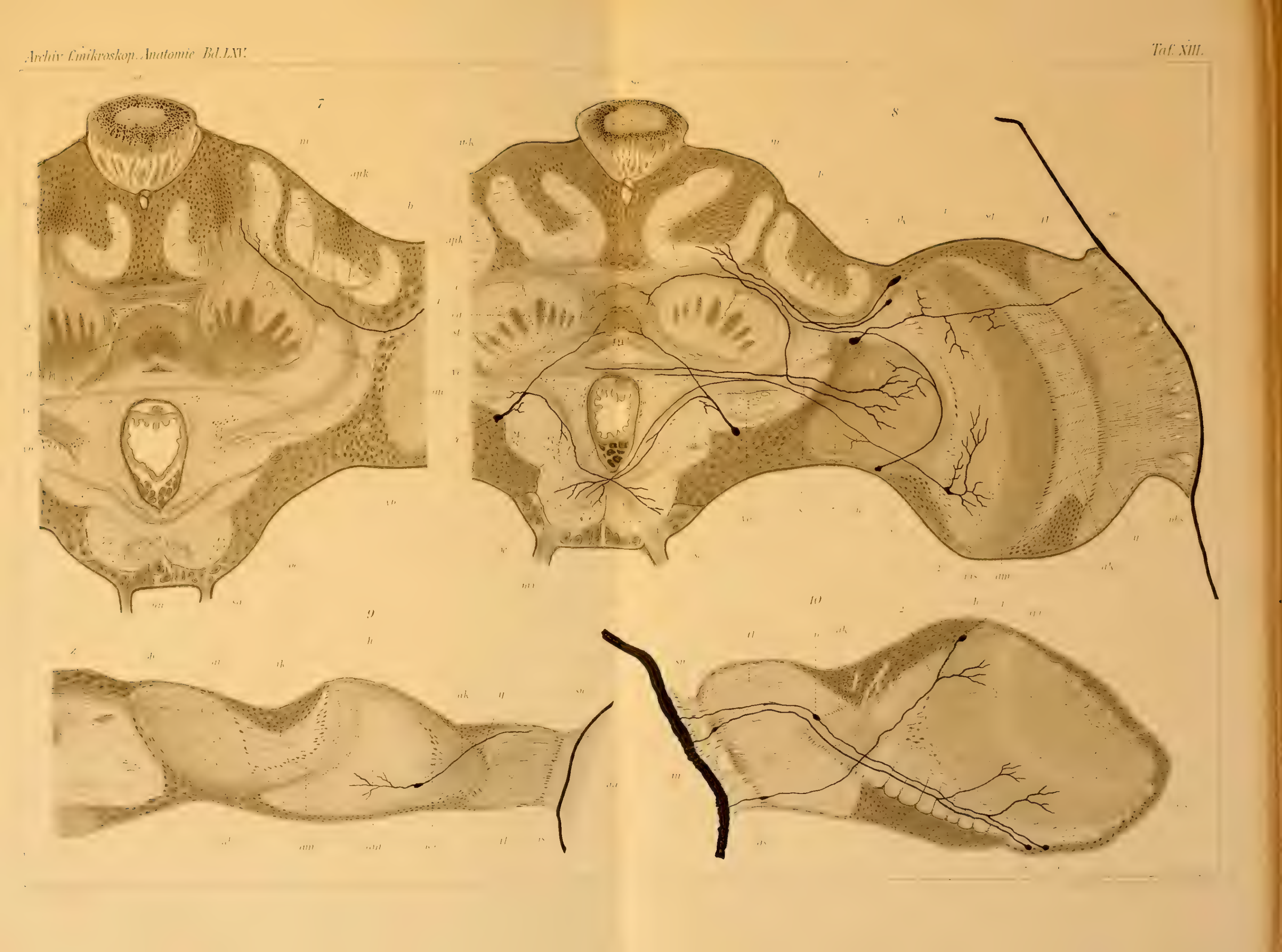








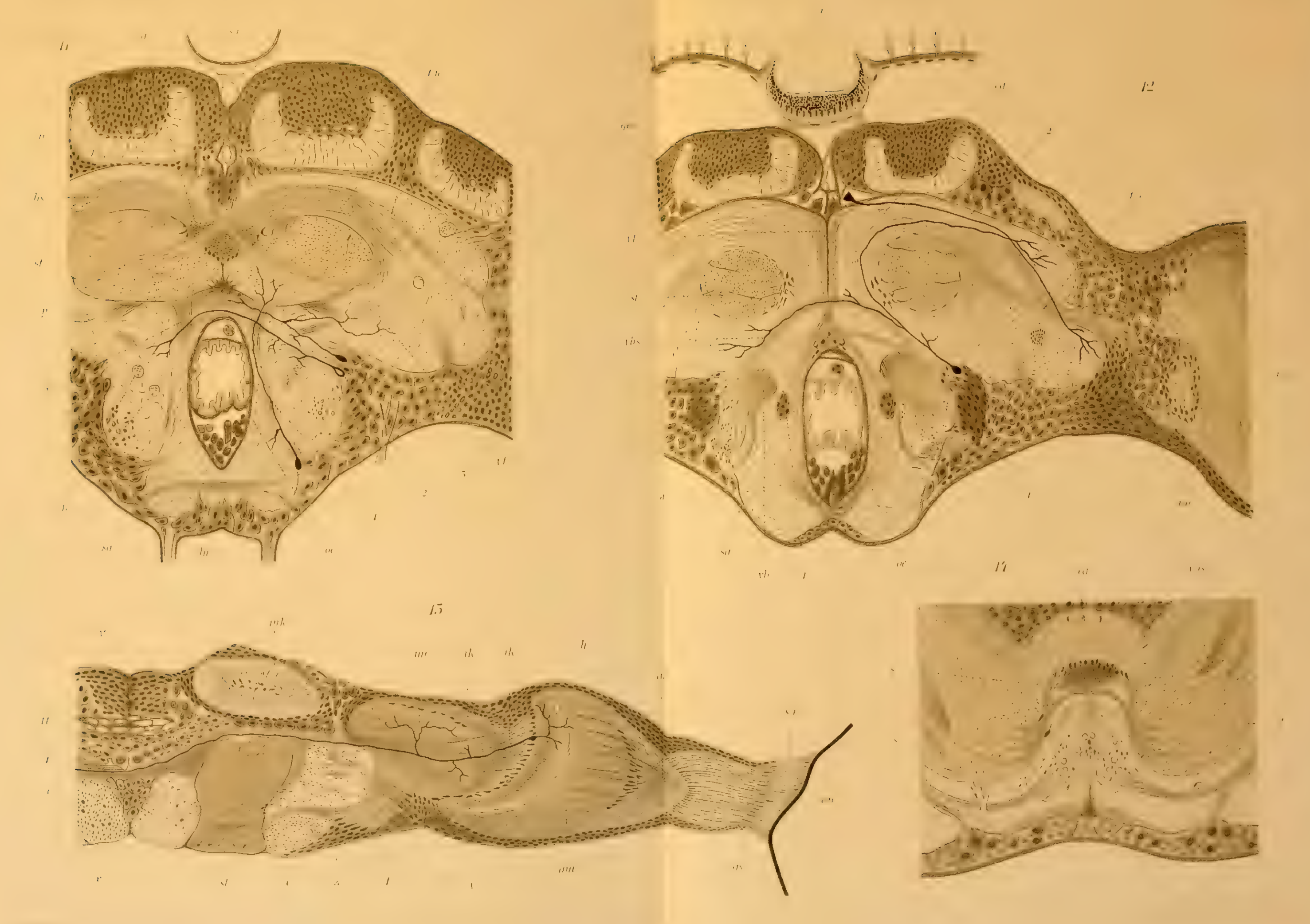








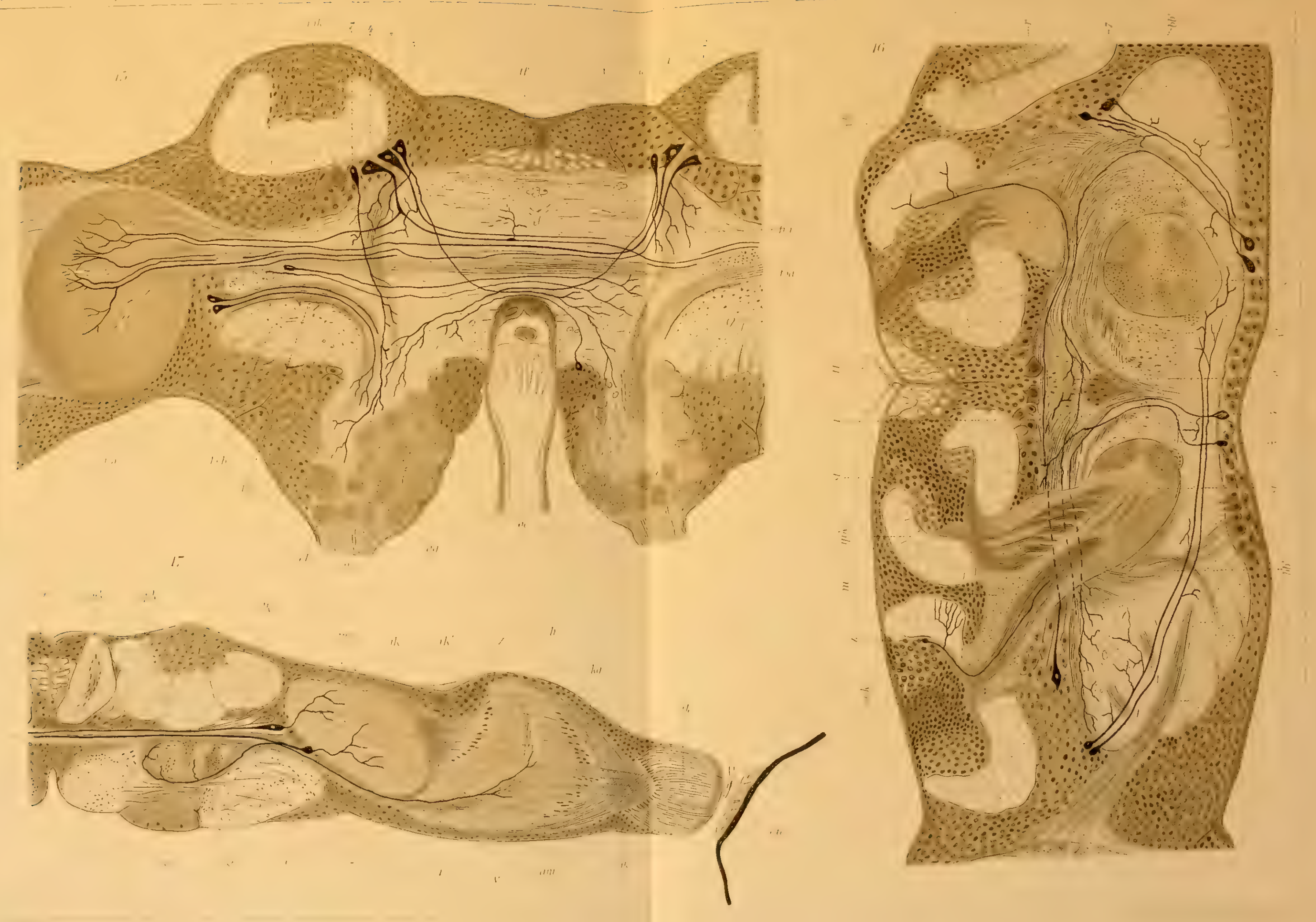



12
13
14







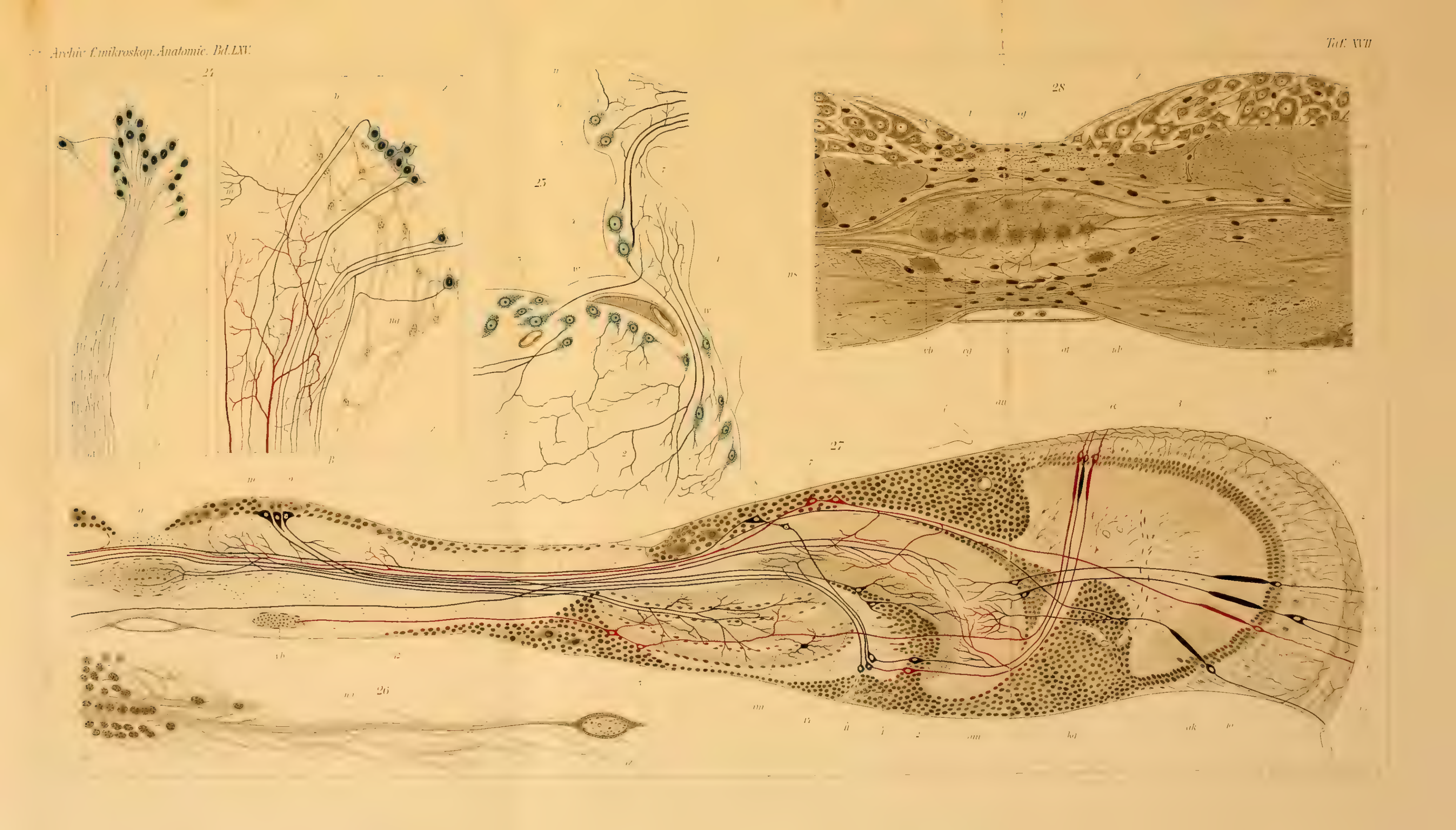


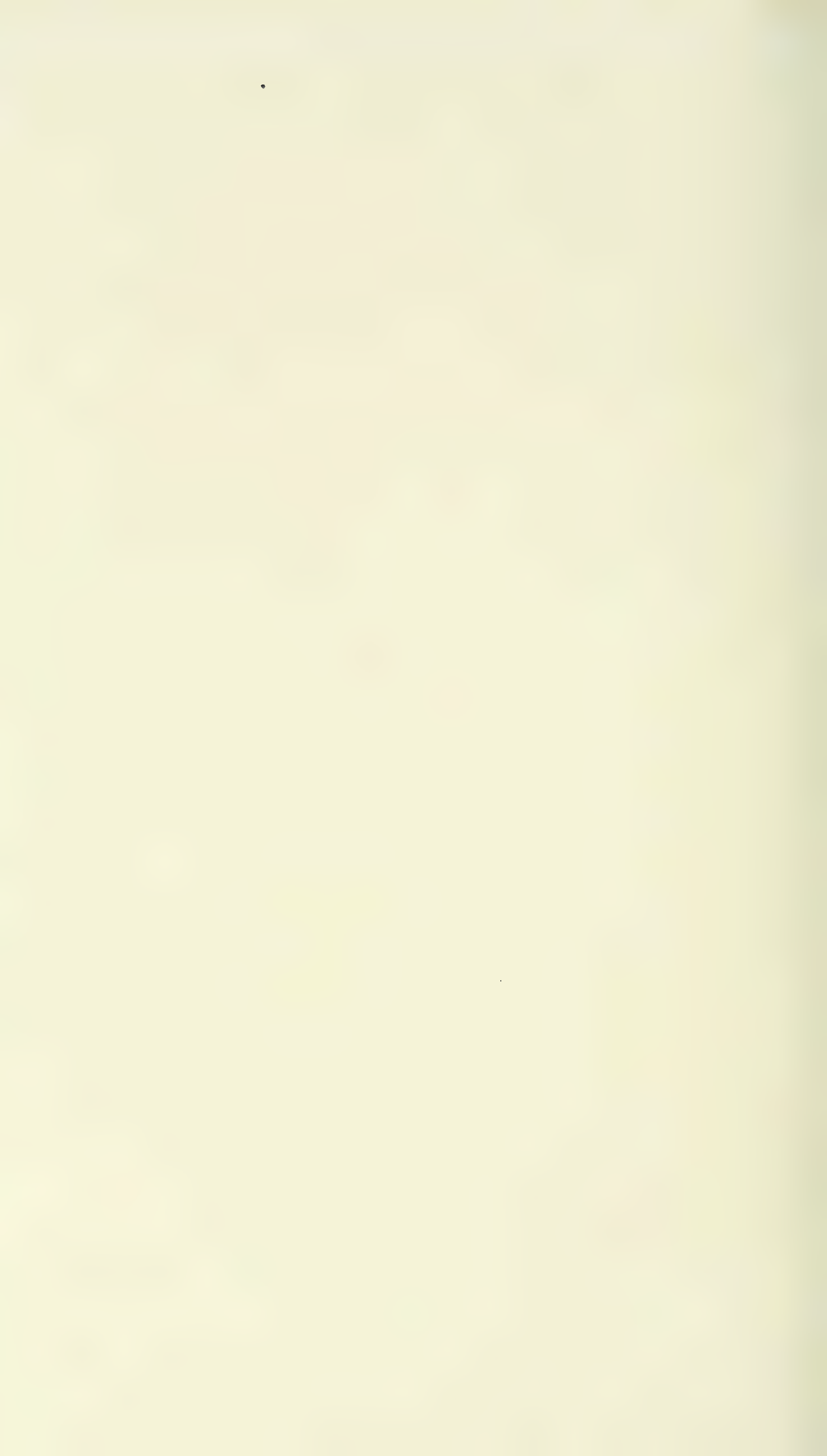




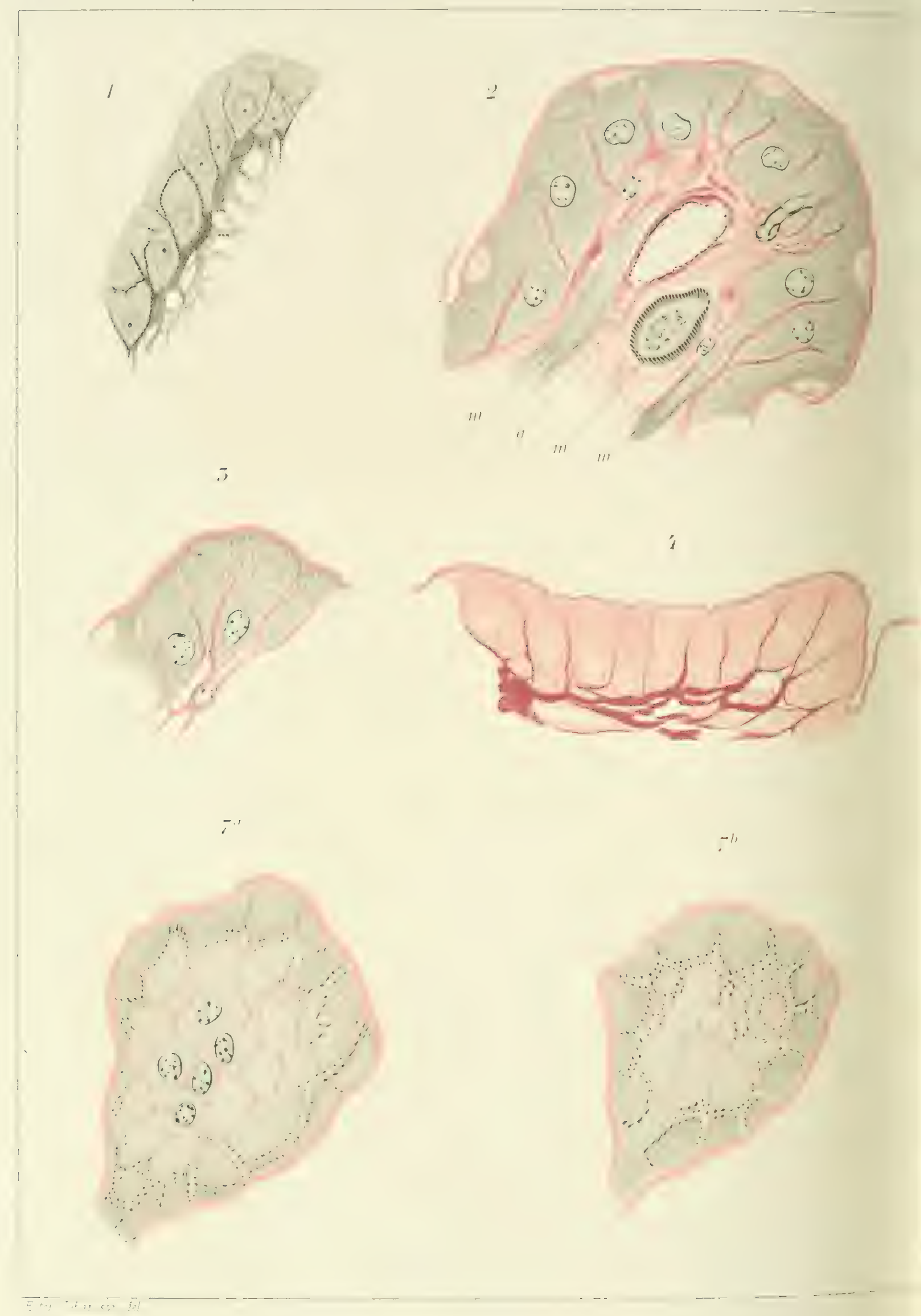




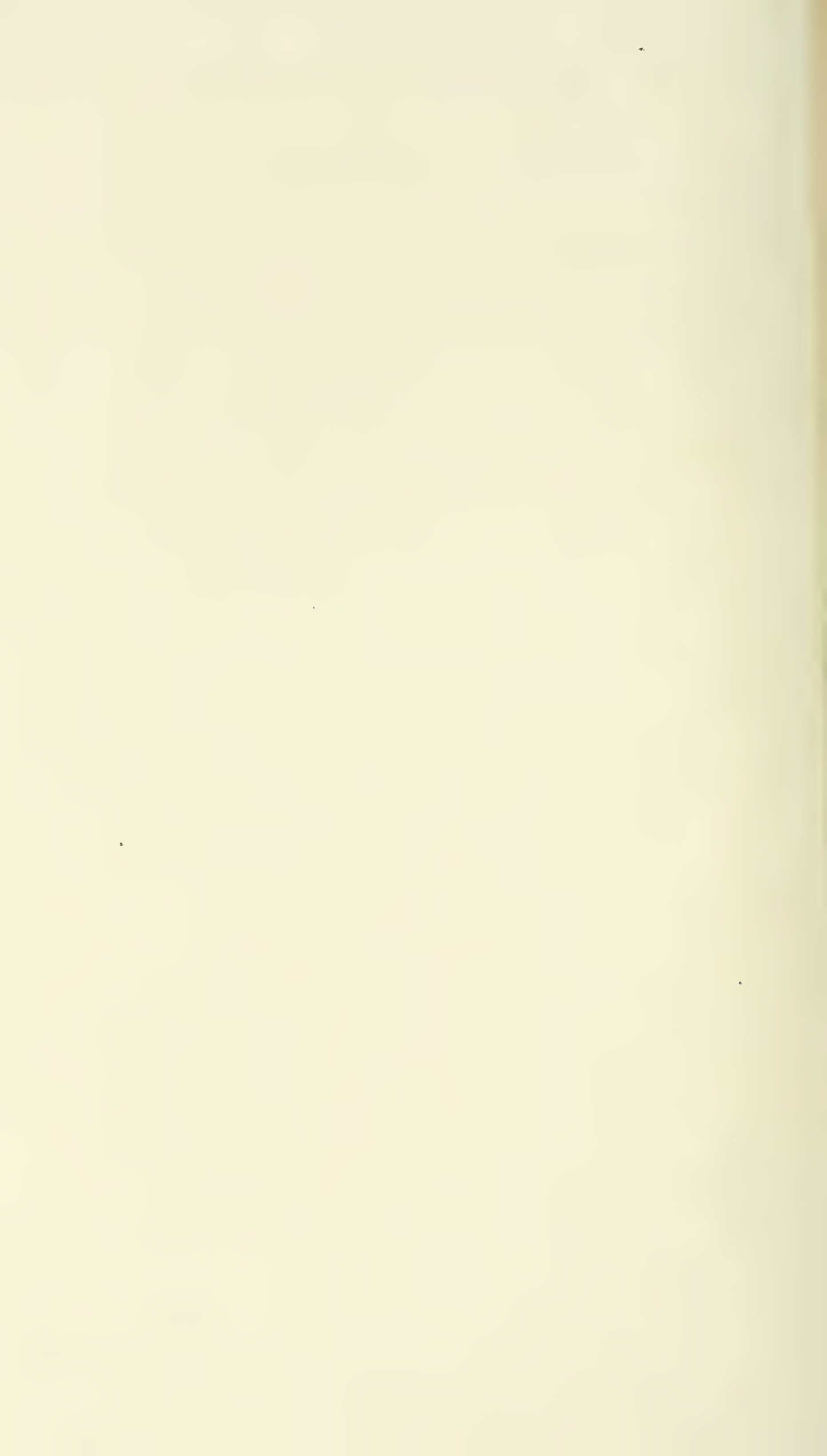

24
25
26
27
28



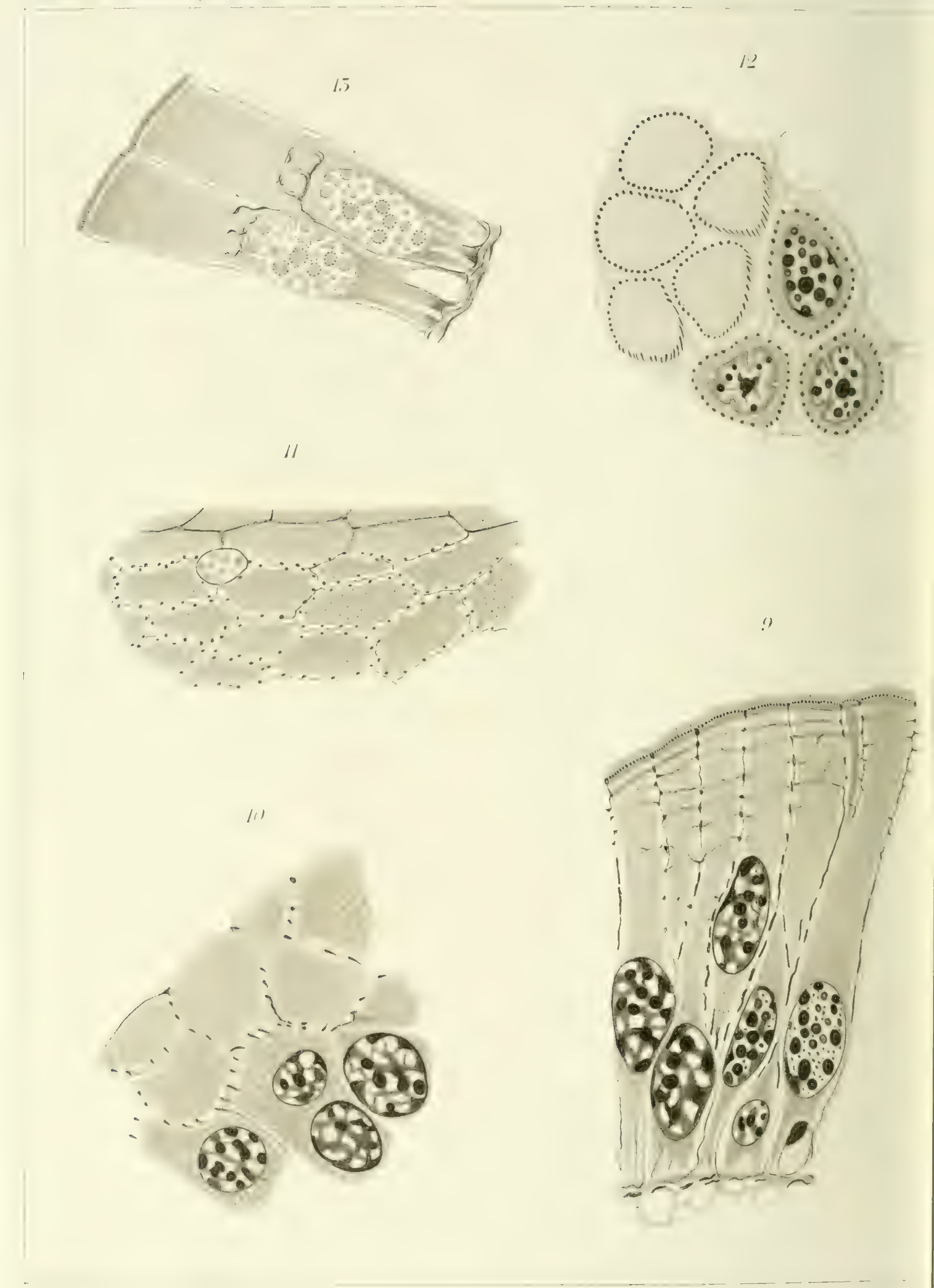


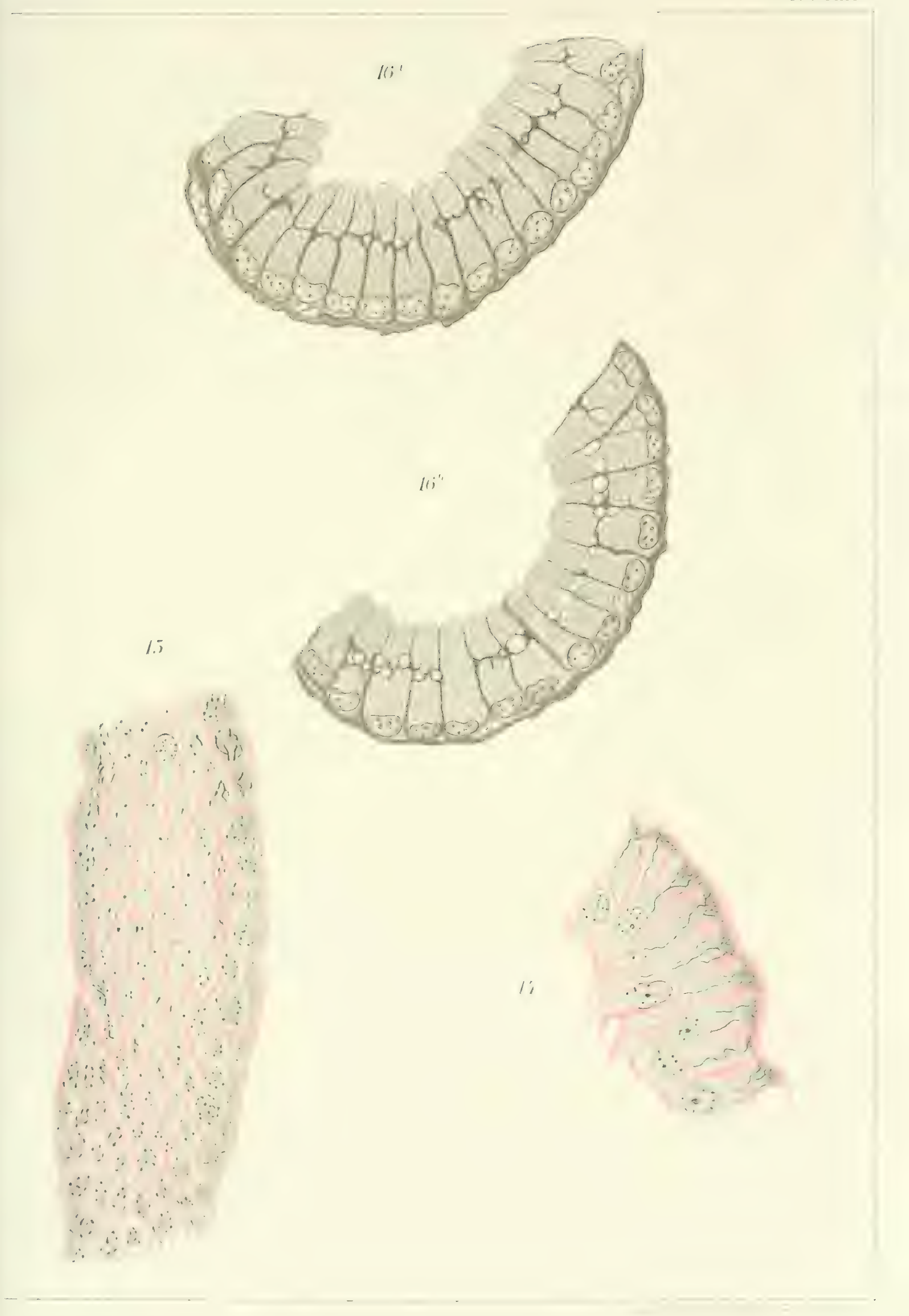

1
2
m
a
m
m
3
4
7a
7b


5
6
7
8
7c






13
12
11
9
10


15
17

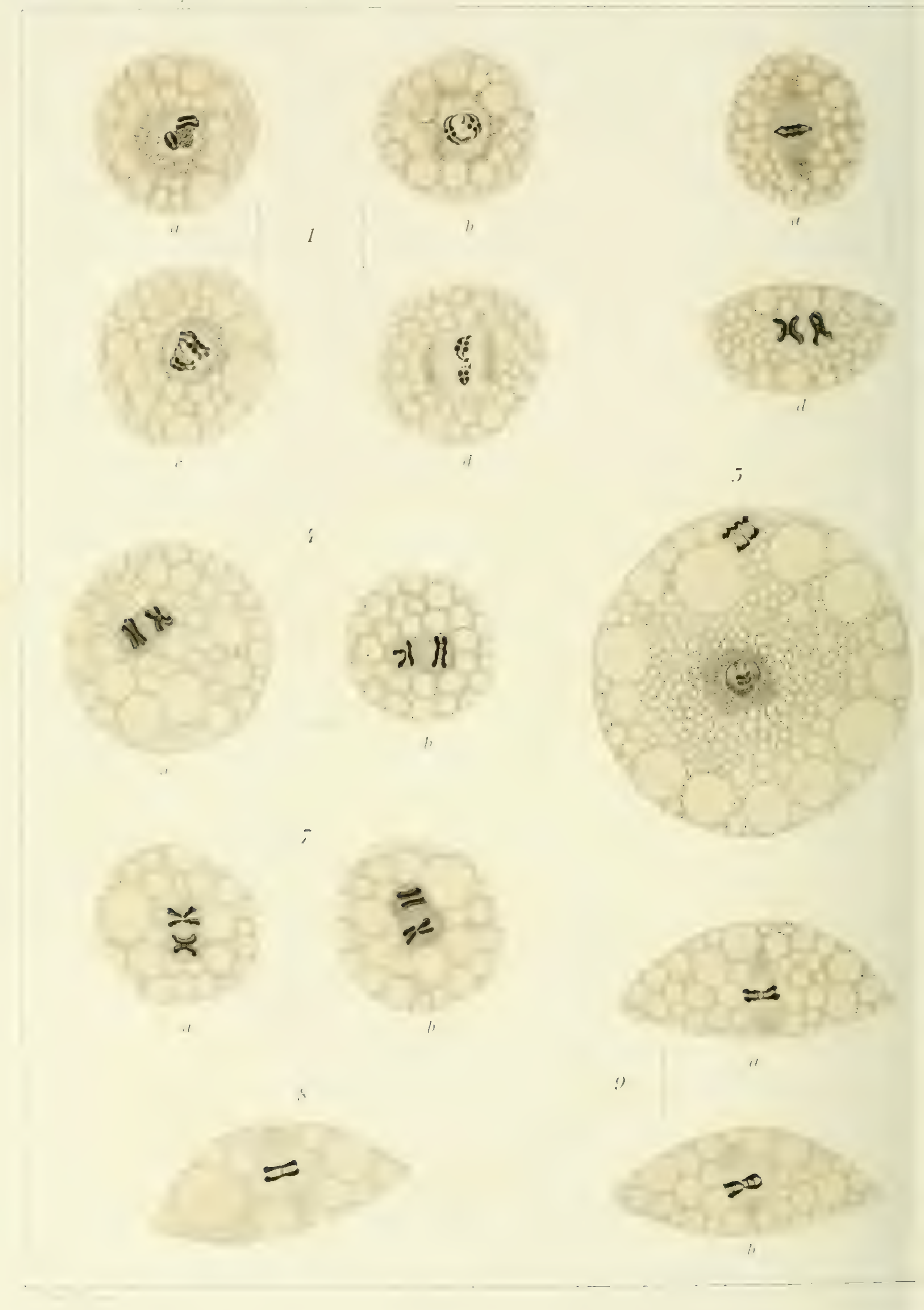




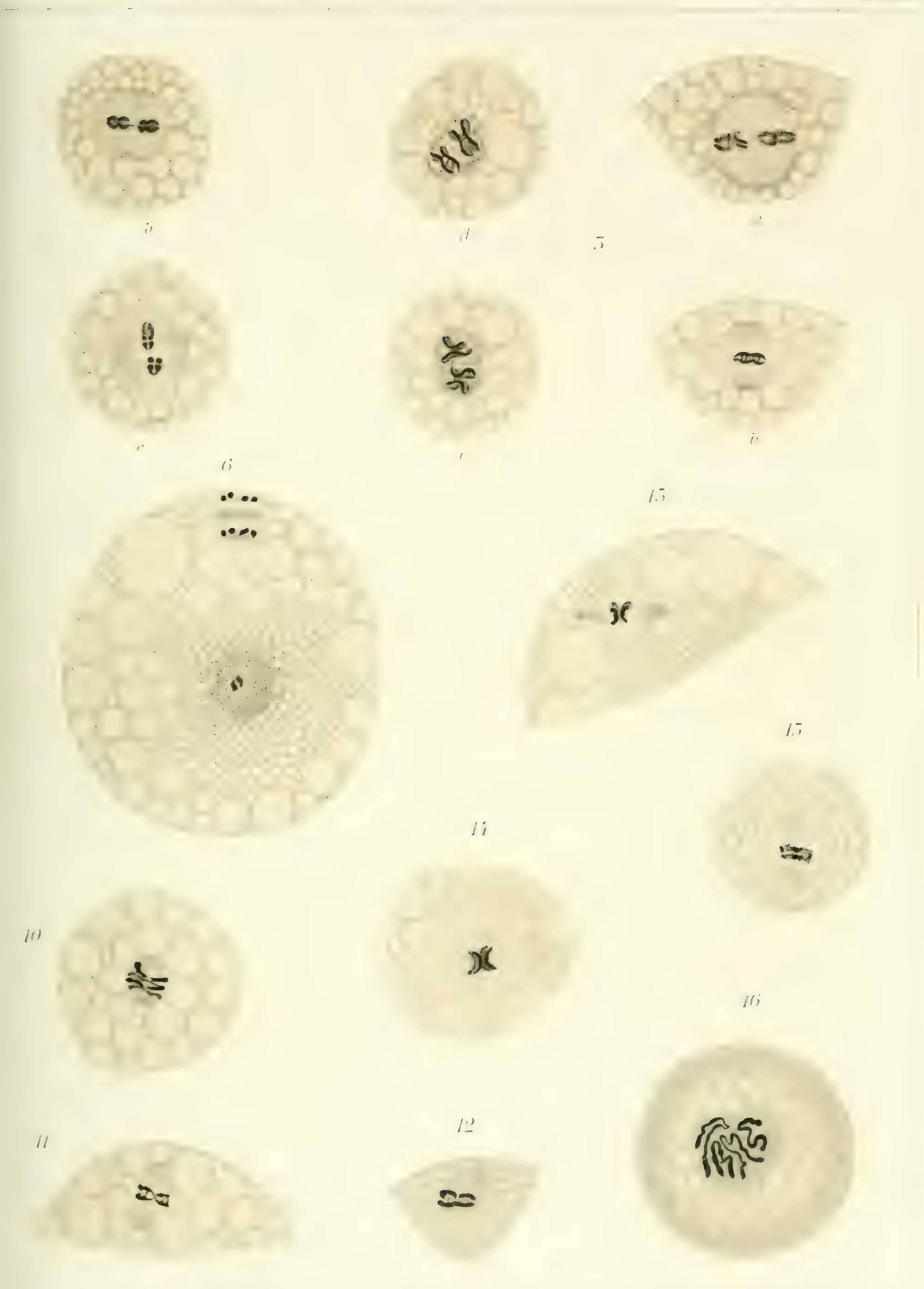
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

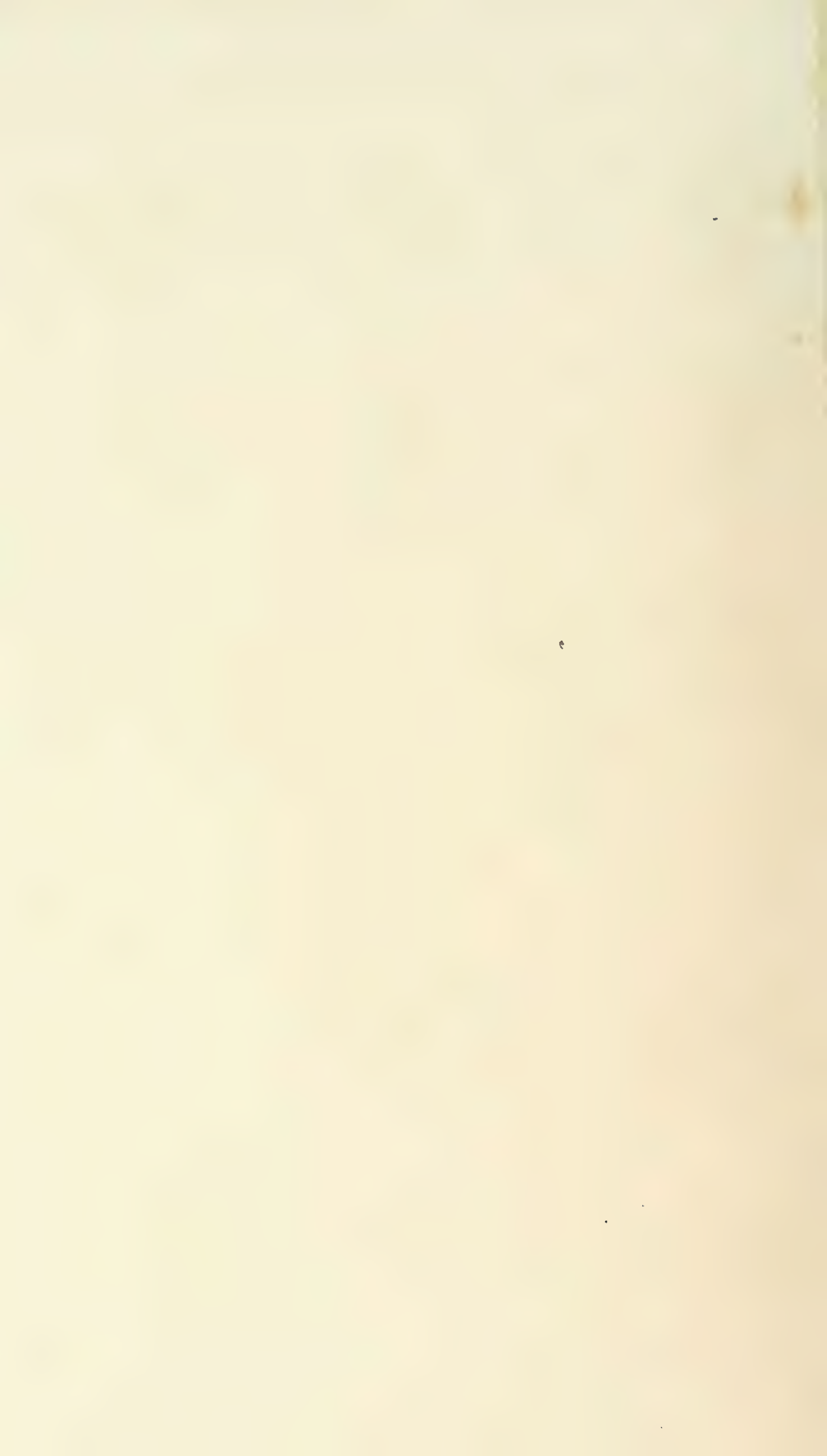






a
1
b
a
c
d
d
5
4
a
b
7
a
b
a
8
9
b

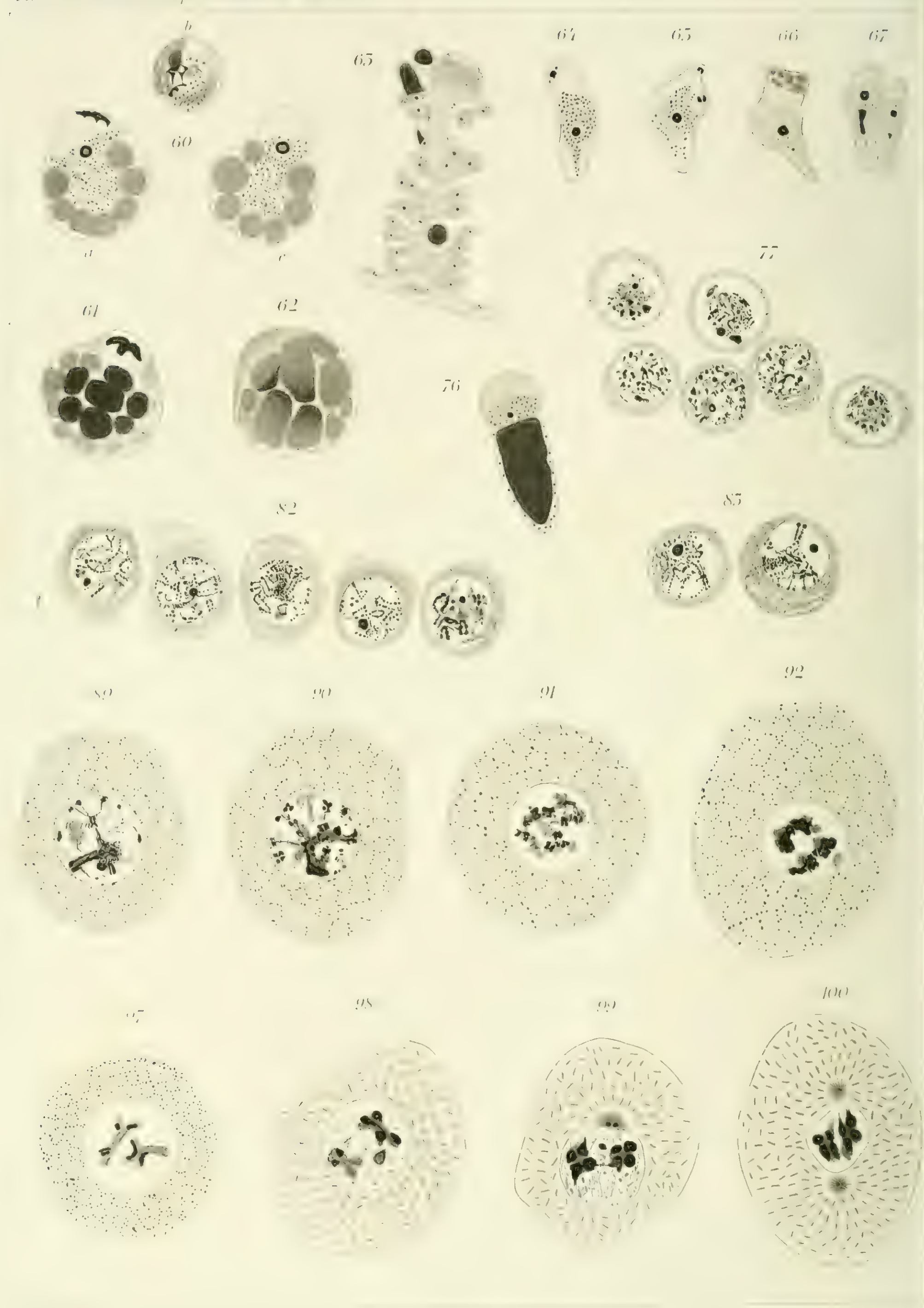


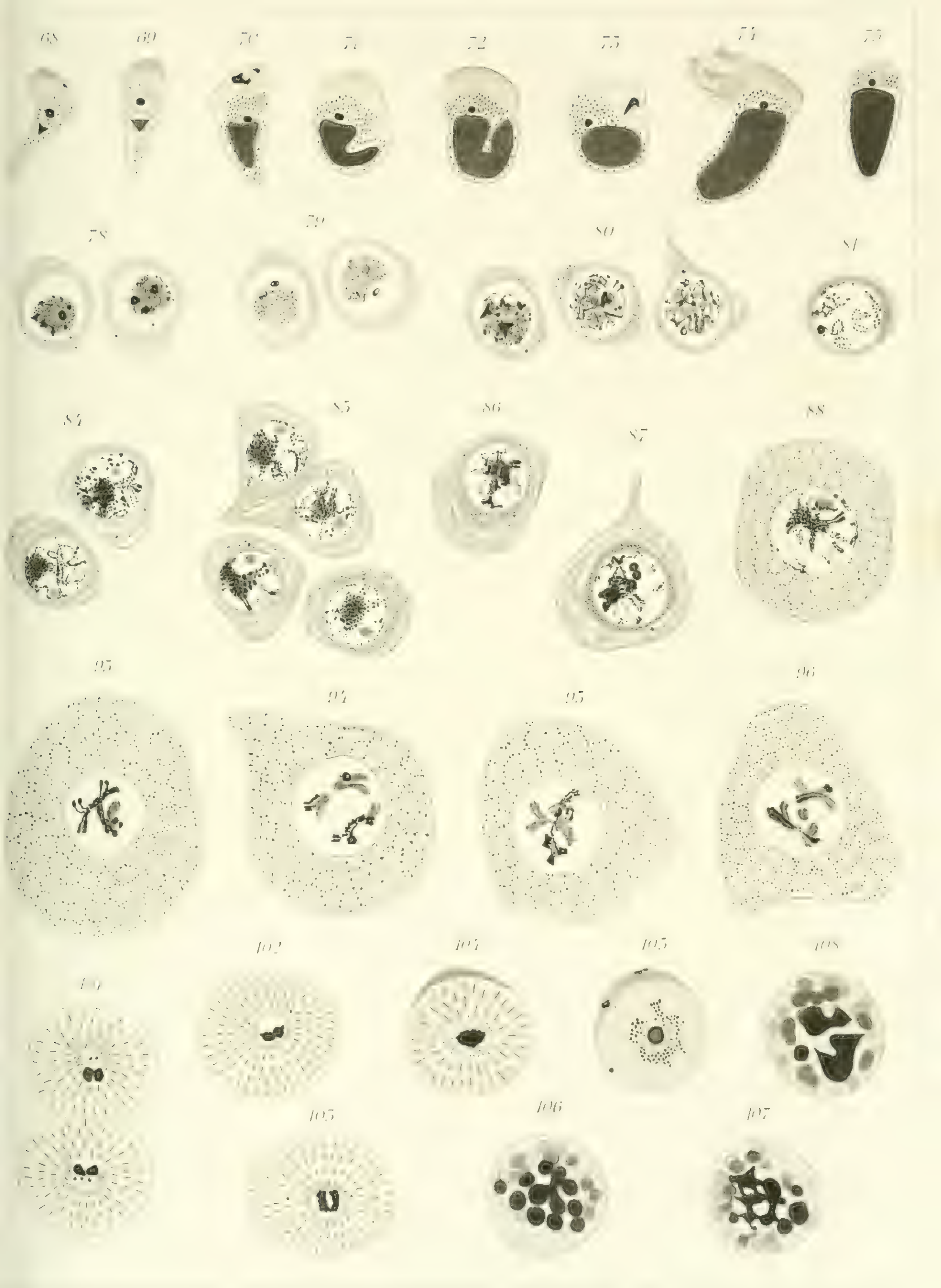




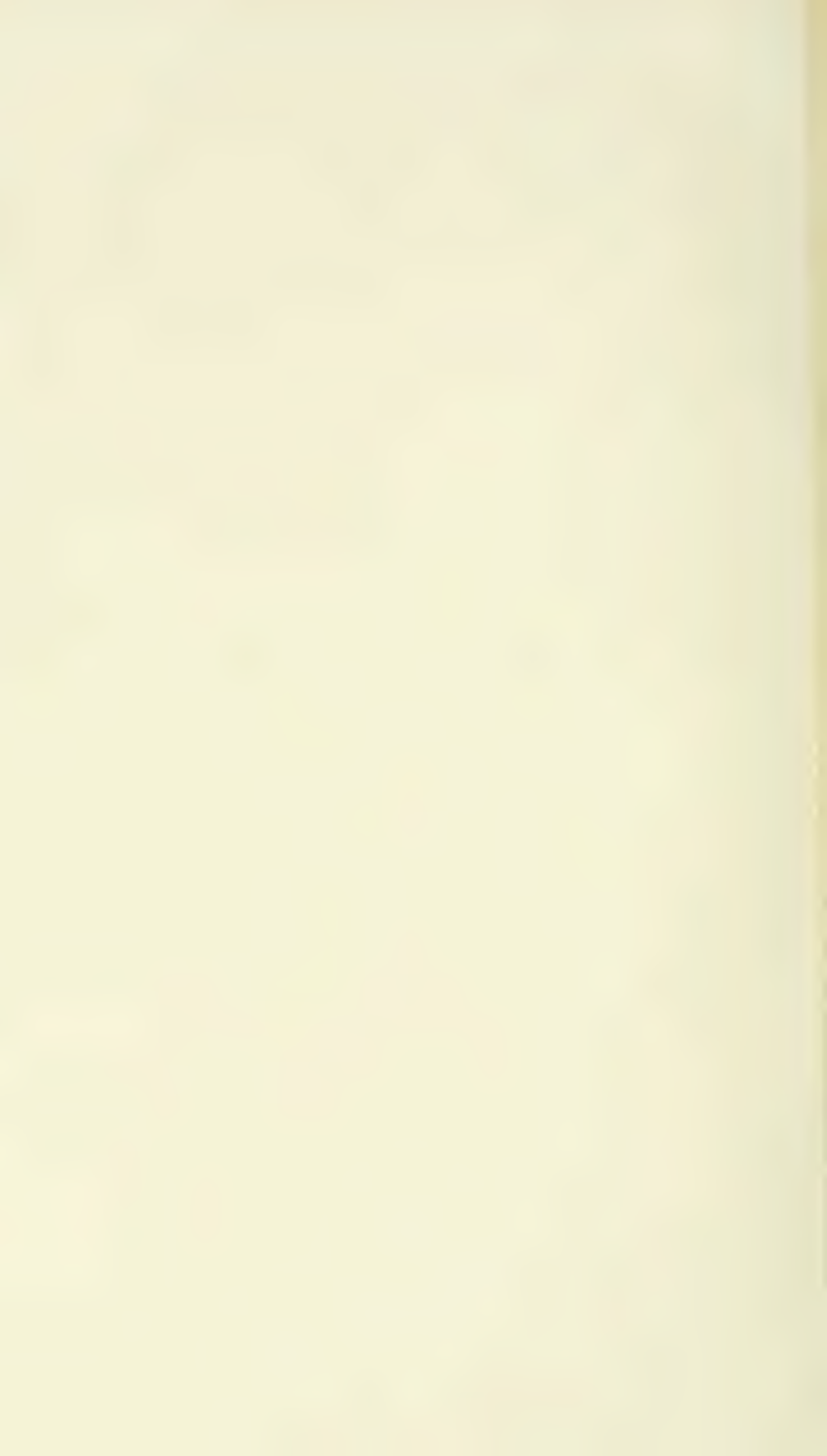





b
60
a
c
63
64
65
66
67
77
61
62
76
82
83
89
90
91
92
97
98
99
100



68
69
70
71
72
73
74
75
78
79
80
81
84
85
86
87
88
93
94
95
96
101
102
104
103
108
105
106
107



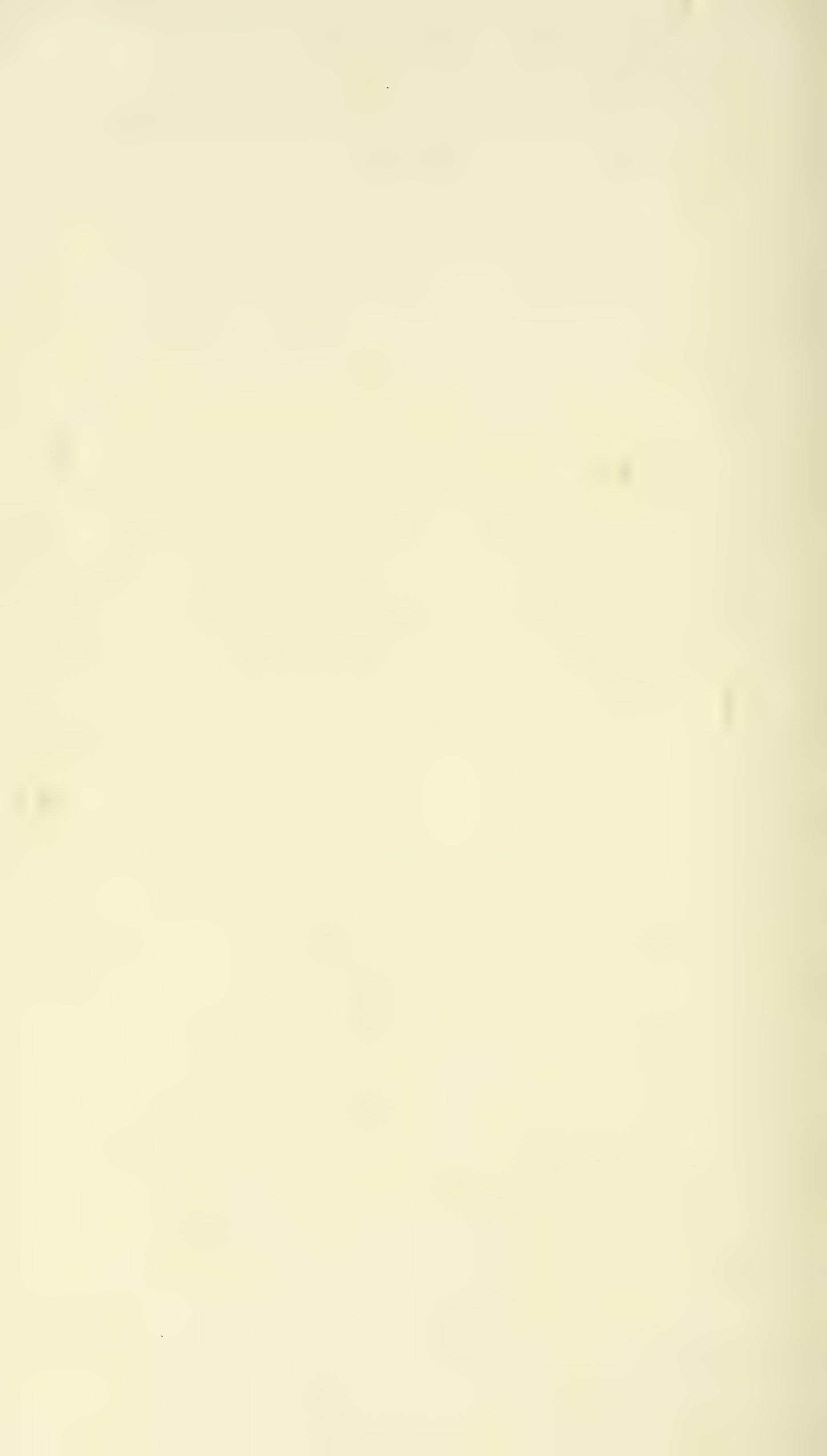



109
110
111
115
116
117
121
122
124
123
125









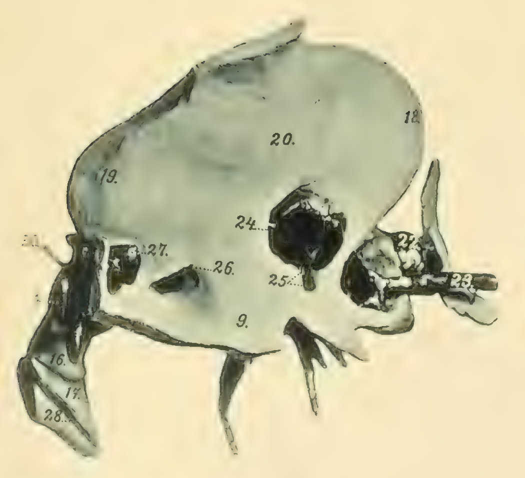



15.
1.
3.
38.
12.
2.
3.
11.
13.
6.
30
10.
5.
4.
5.
8.
9.
9.
7.

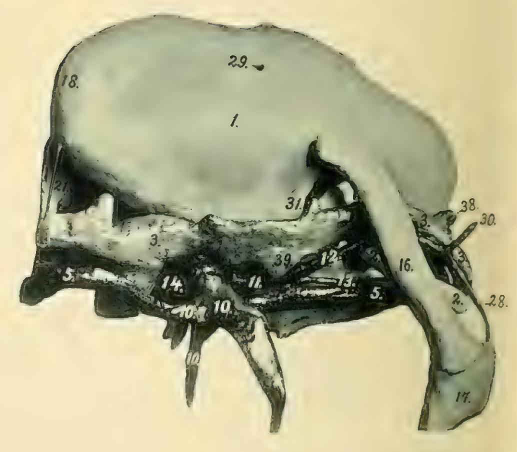
1


1.
18.
12.
16.
2.
3.
13.
5.
3.
47.
9.
10.
7.
4.
5.
14.

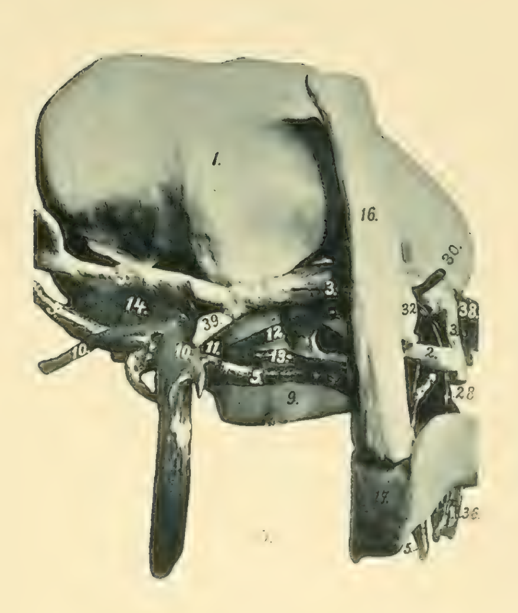
2.


18.
20.
19.
24.
22.
27.
26.
25.
23.
9.
16.
17.
28.

3.

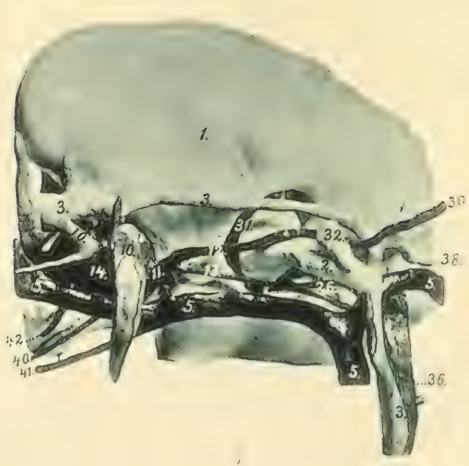

29.
18.
1.
21.
31.
38.
30.
3.
3.
39.
12.
5.
14.
11.
13.
16.
5.
10.
10.
2.
28.
10.
17.

4.

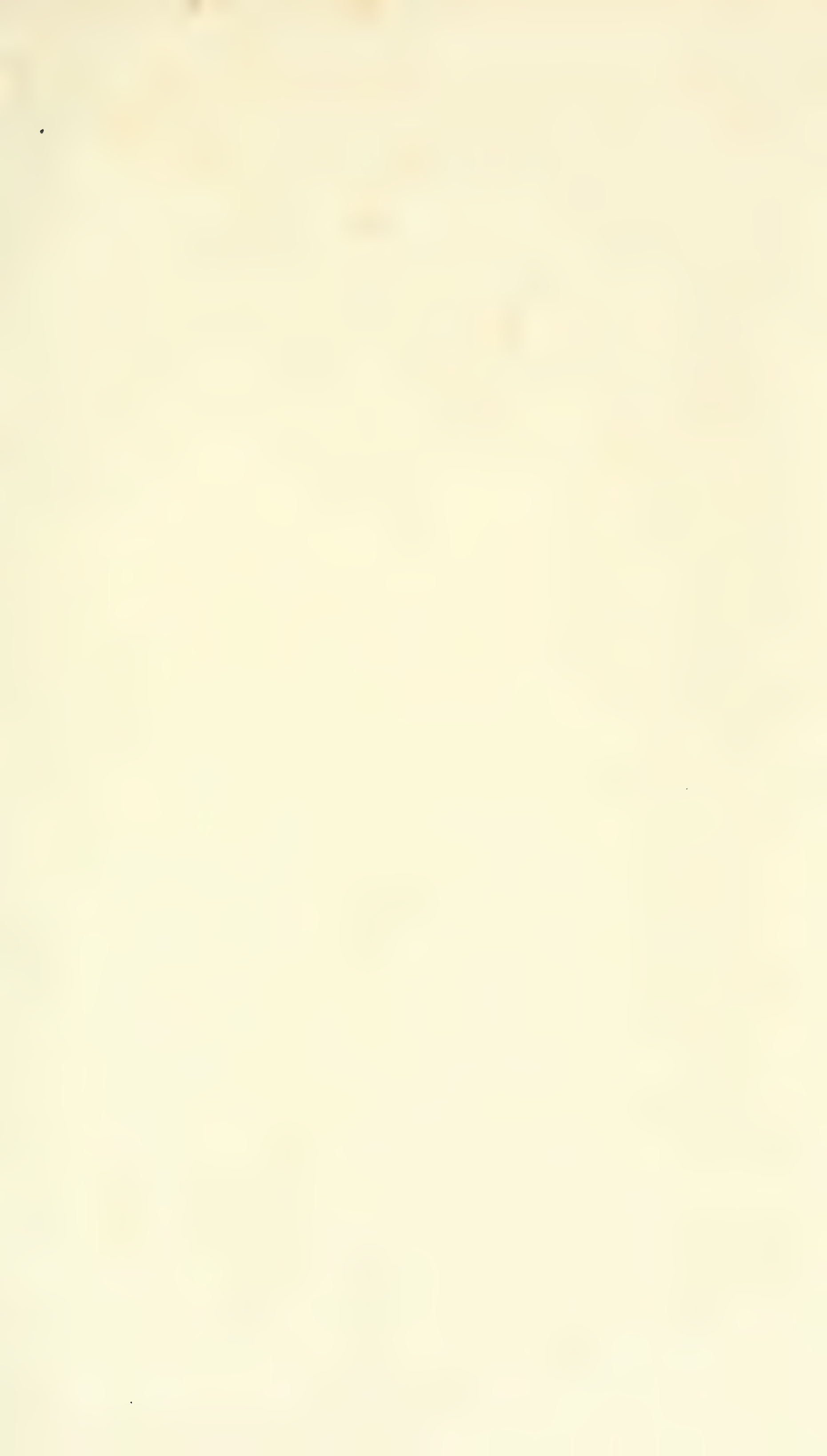

1.
16.
30.
3.
14.
39.
12.
32
38.
10.
11.
13.
5
2.
28
9.
17.
36.
5.

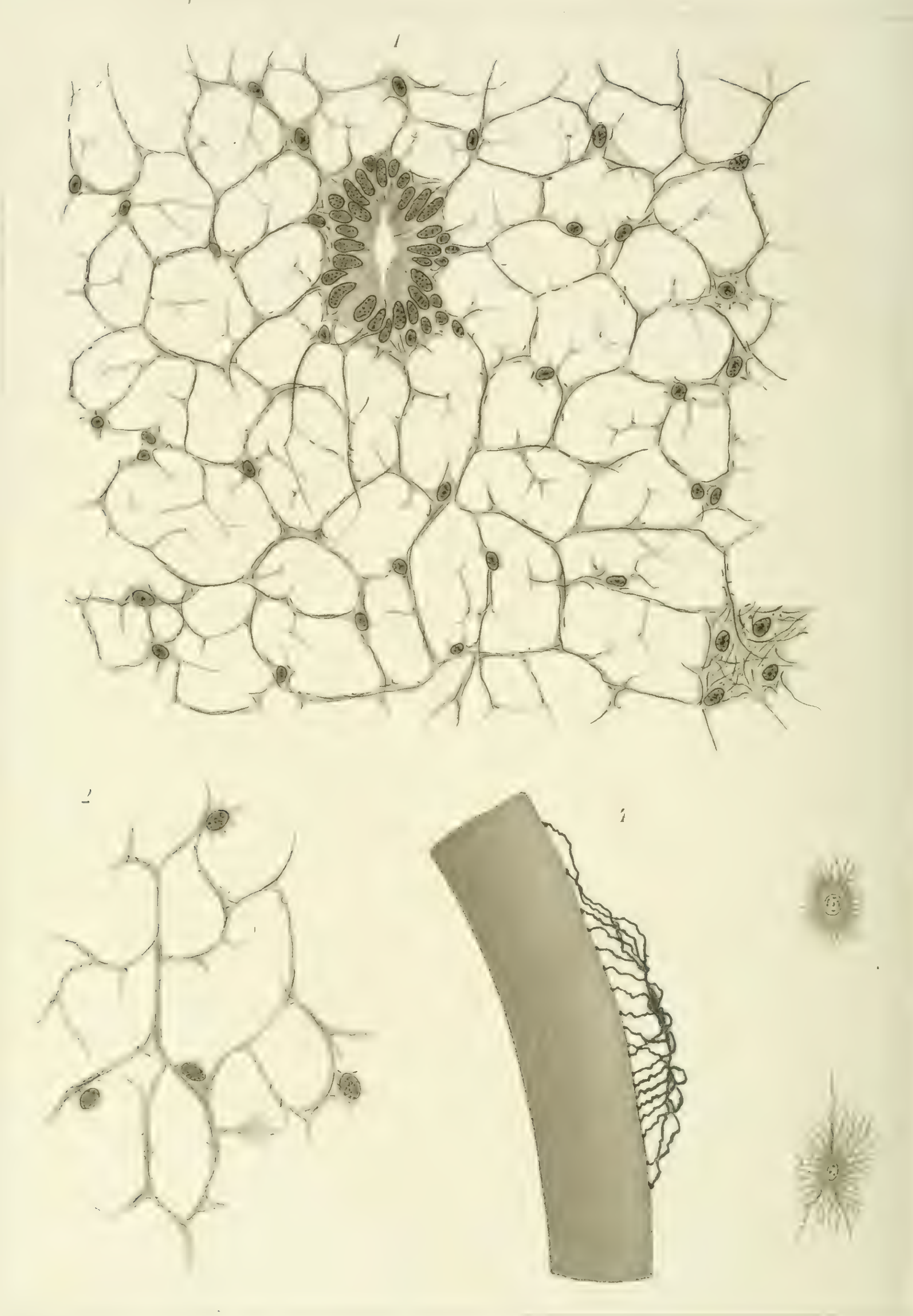

37.
35.
24.
26.
25.
34.
5.
27.
33
36.
5.
41.

6.


1.
3.
3.
30
31
32.
38.
10.
14.
11.
2.
5.
42
40
41.
5.
36.

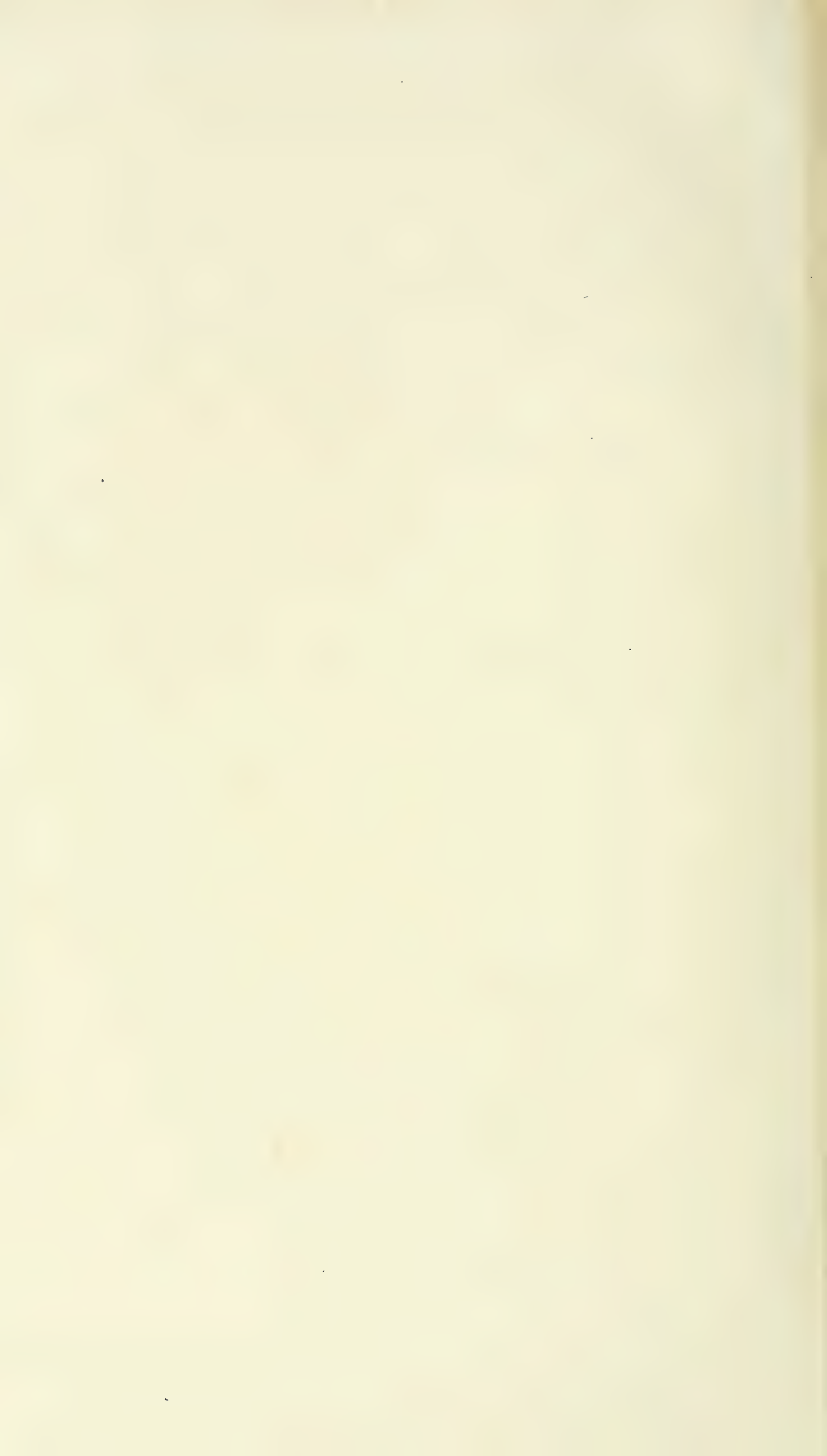





1
2
4

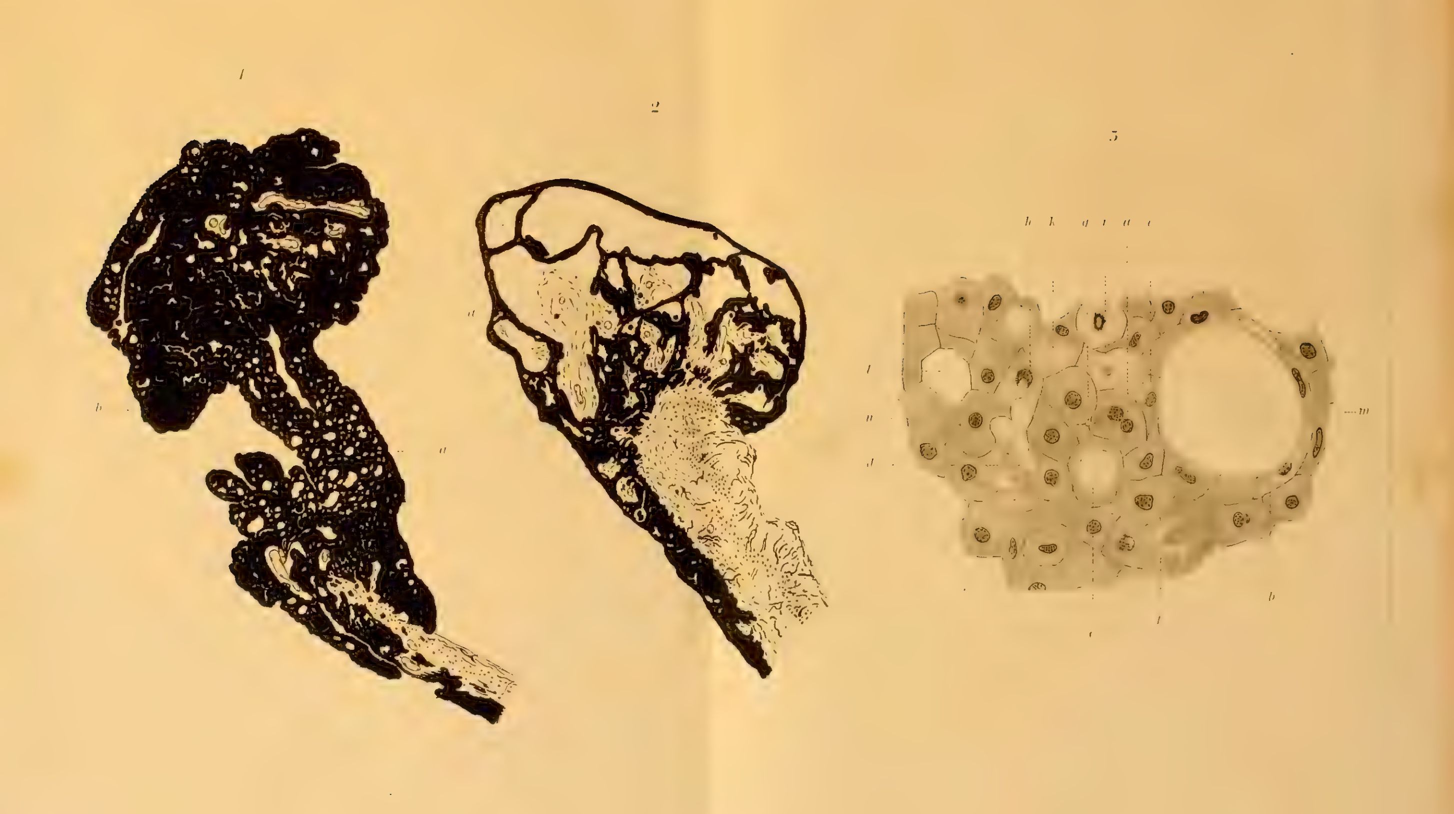
5

6







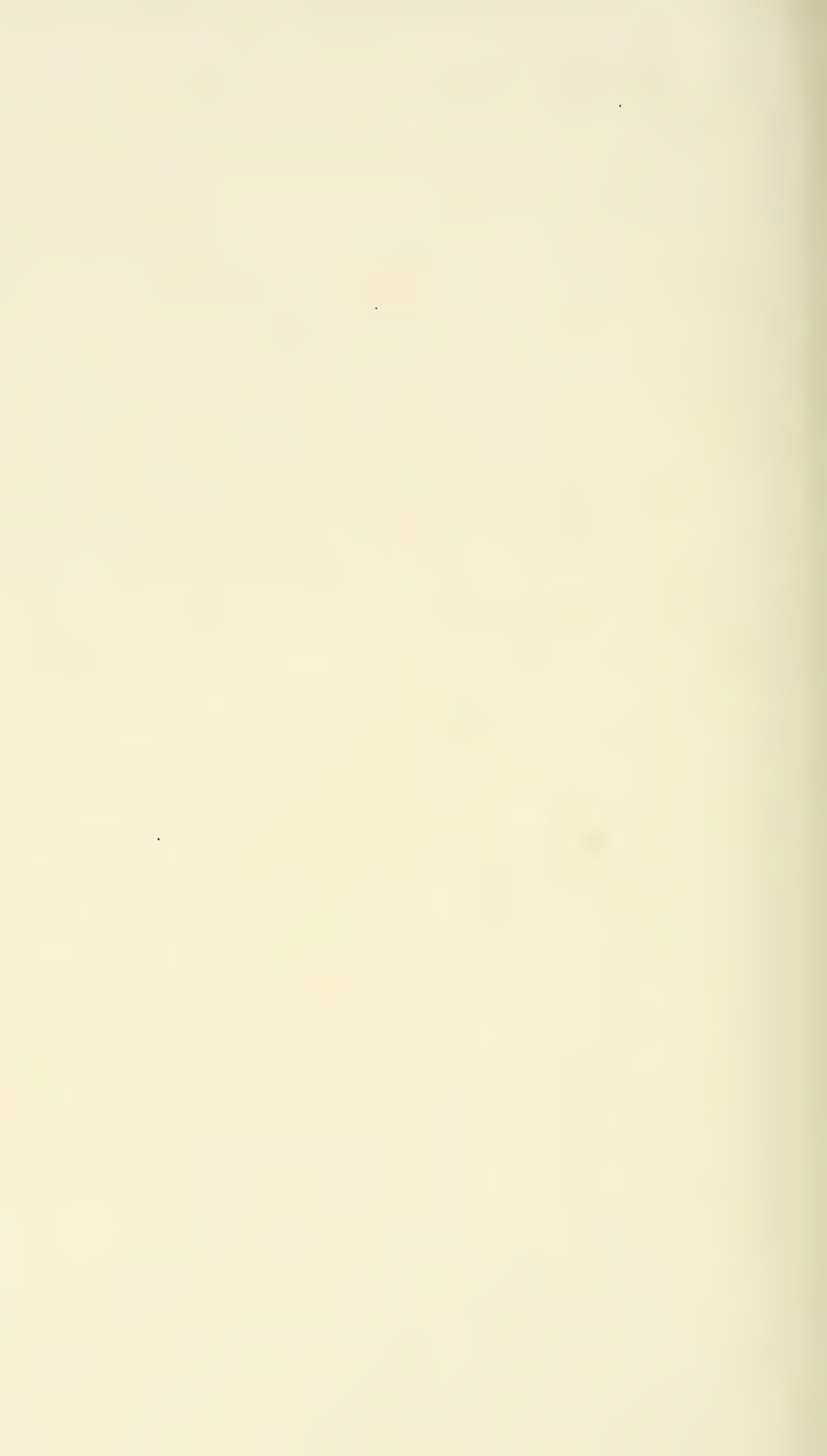






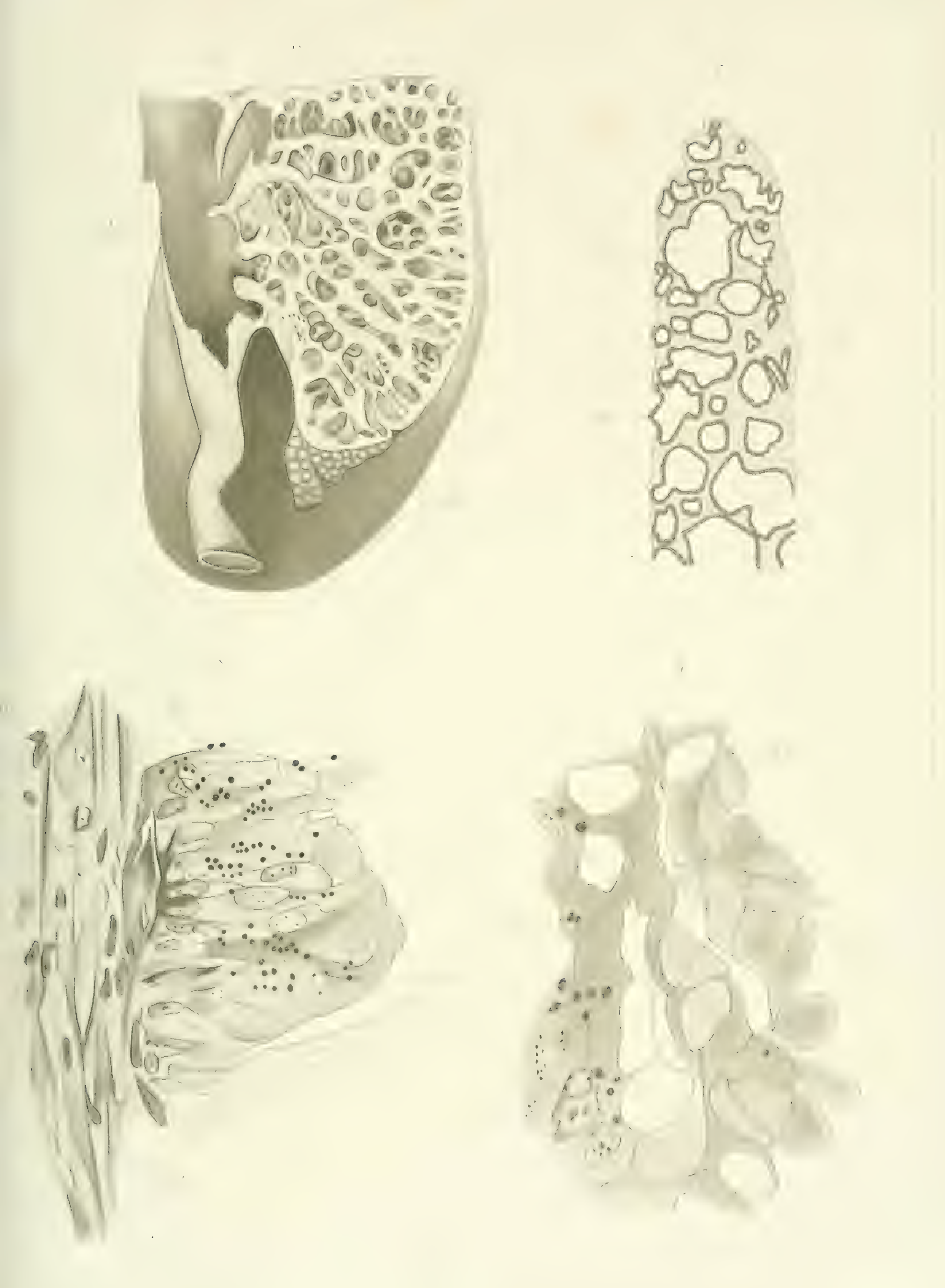


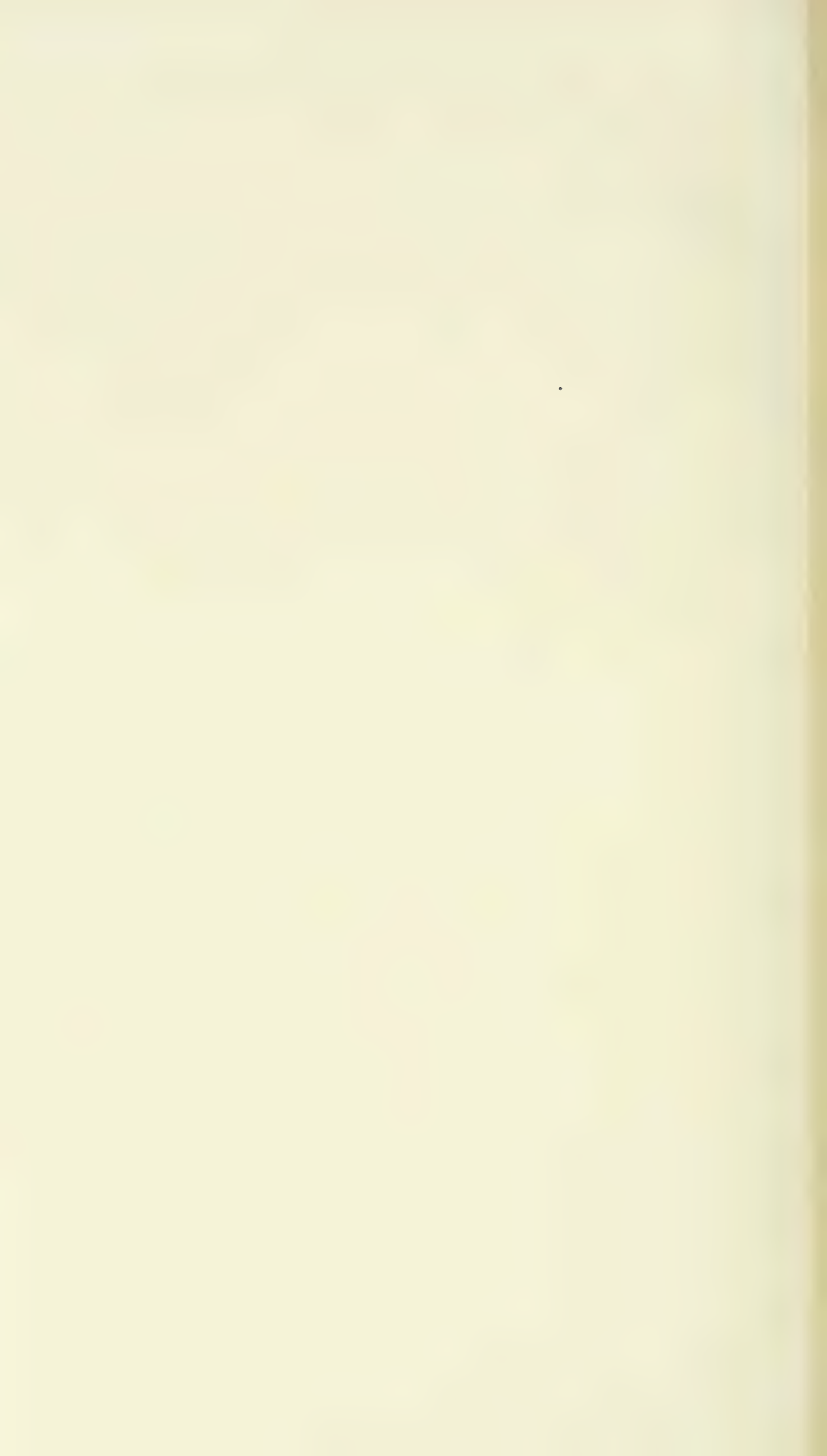

1
2
3
4

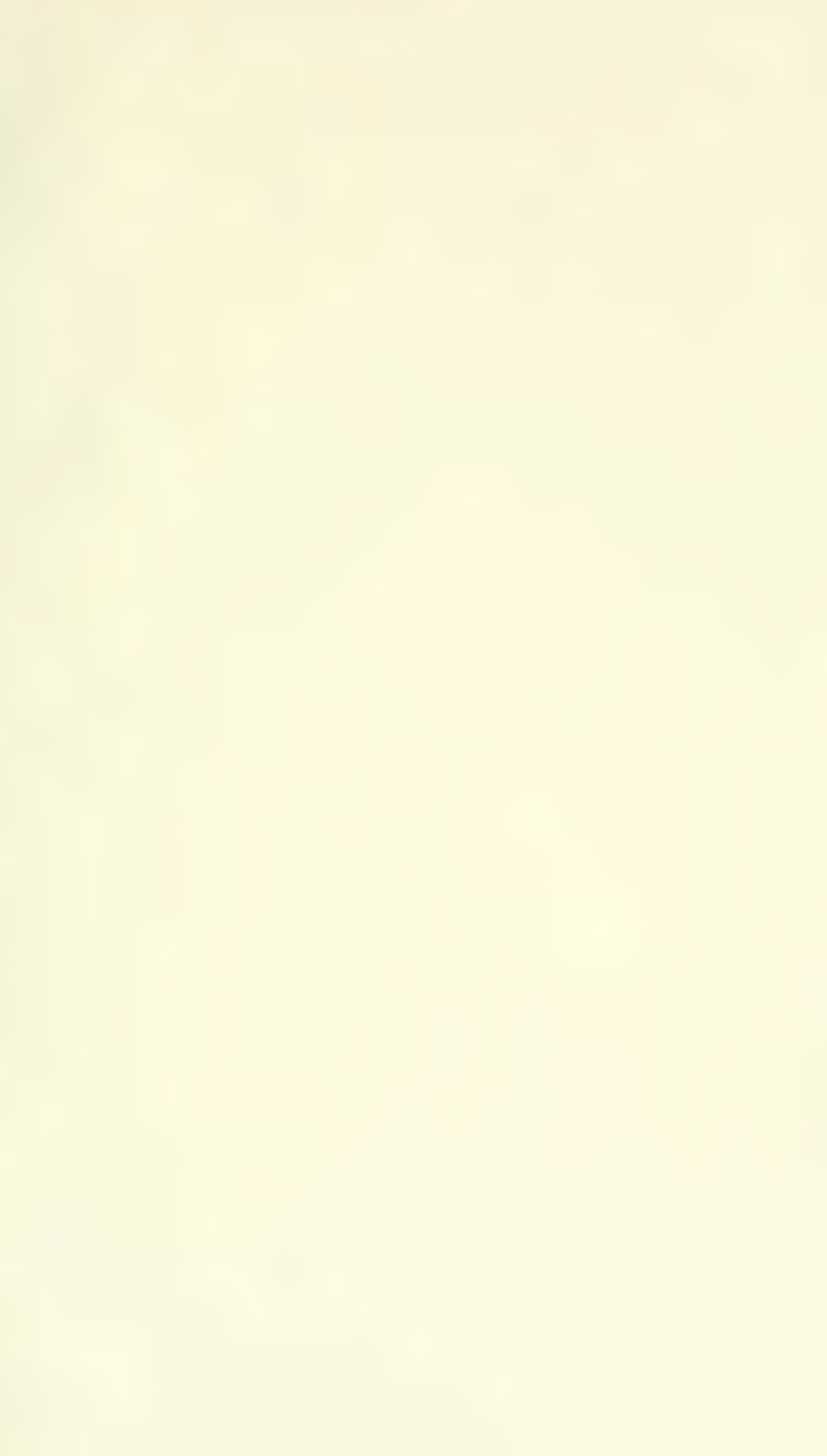


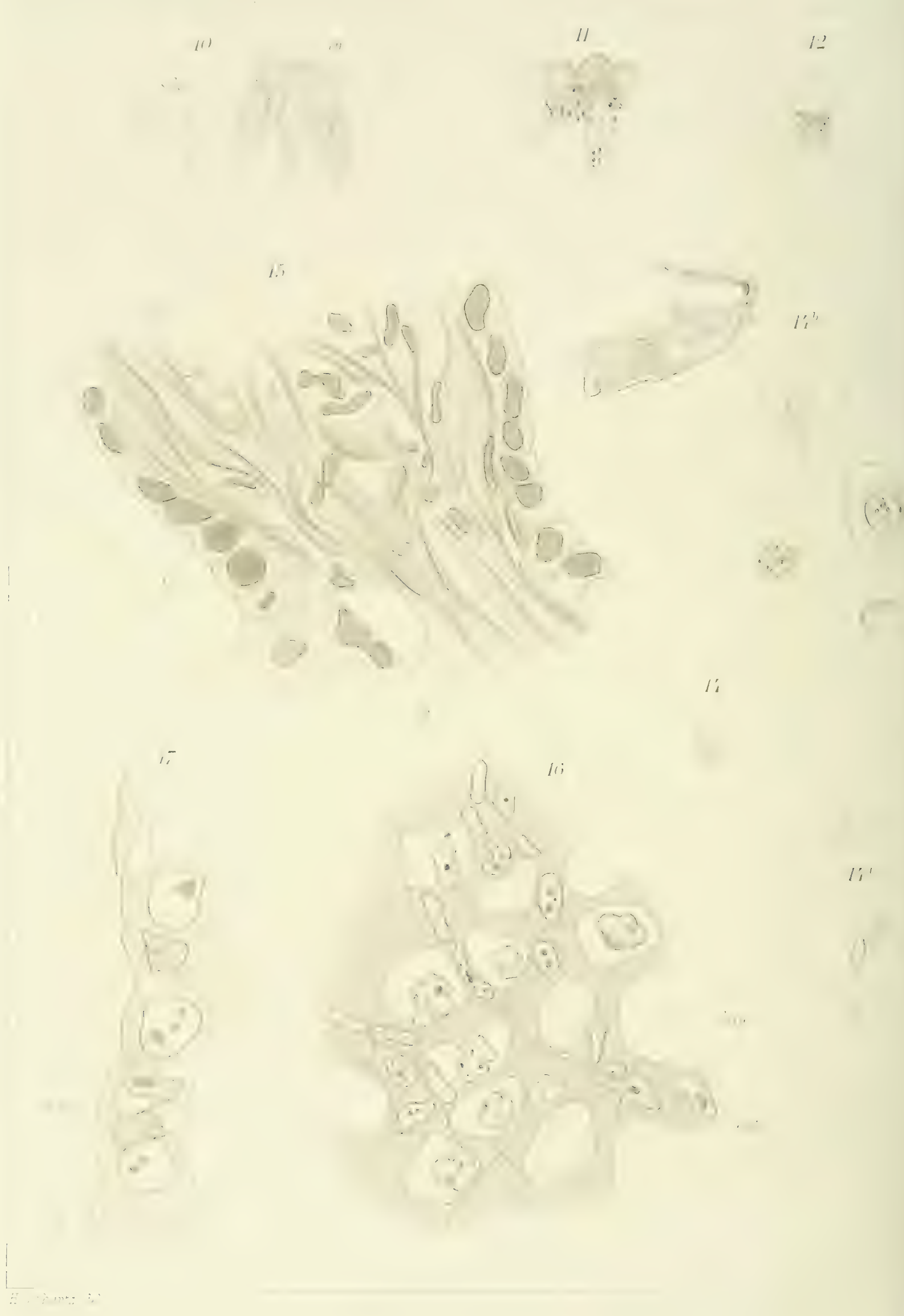






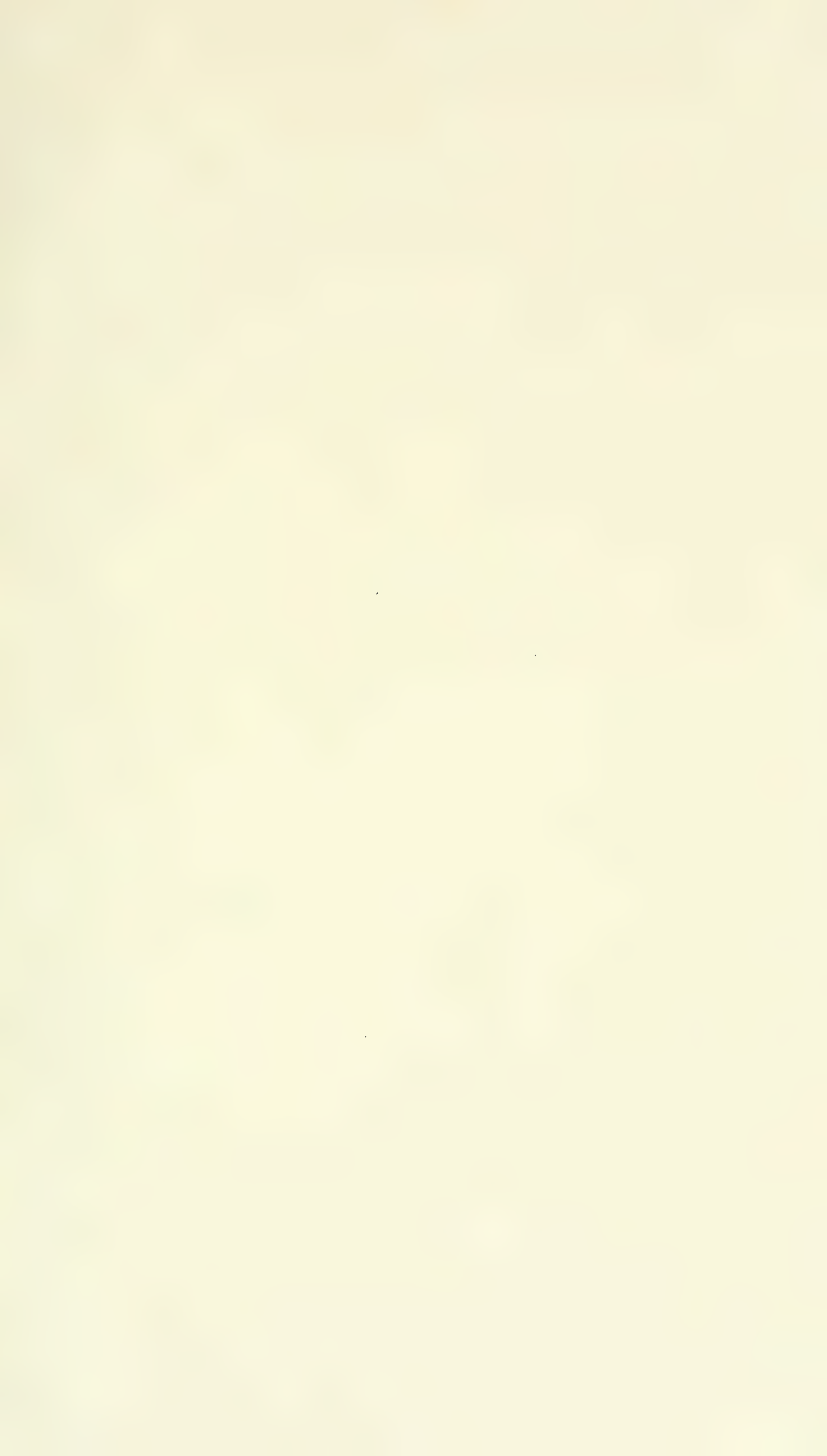


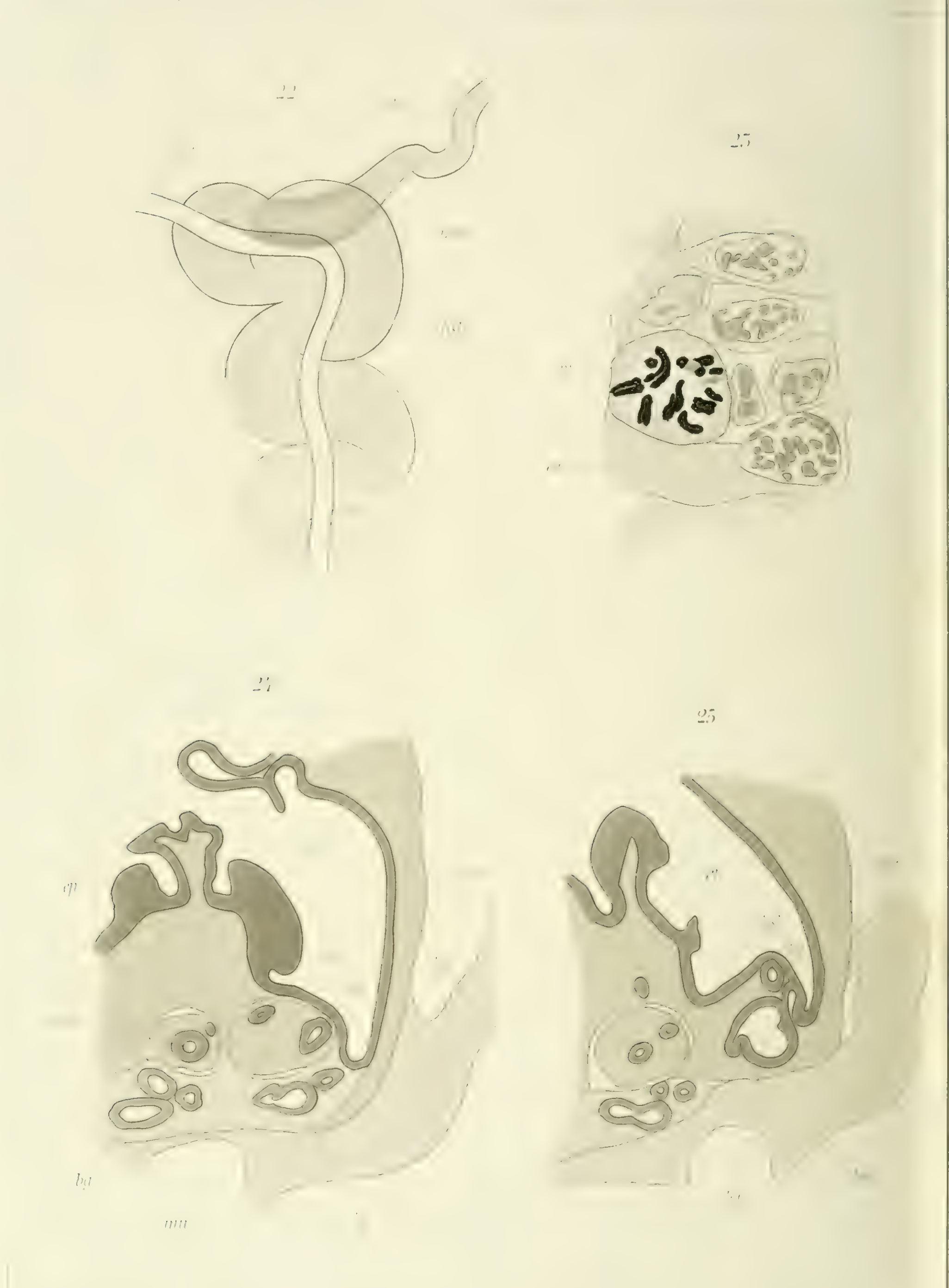



10
11
12
15
17
16

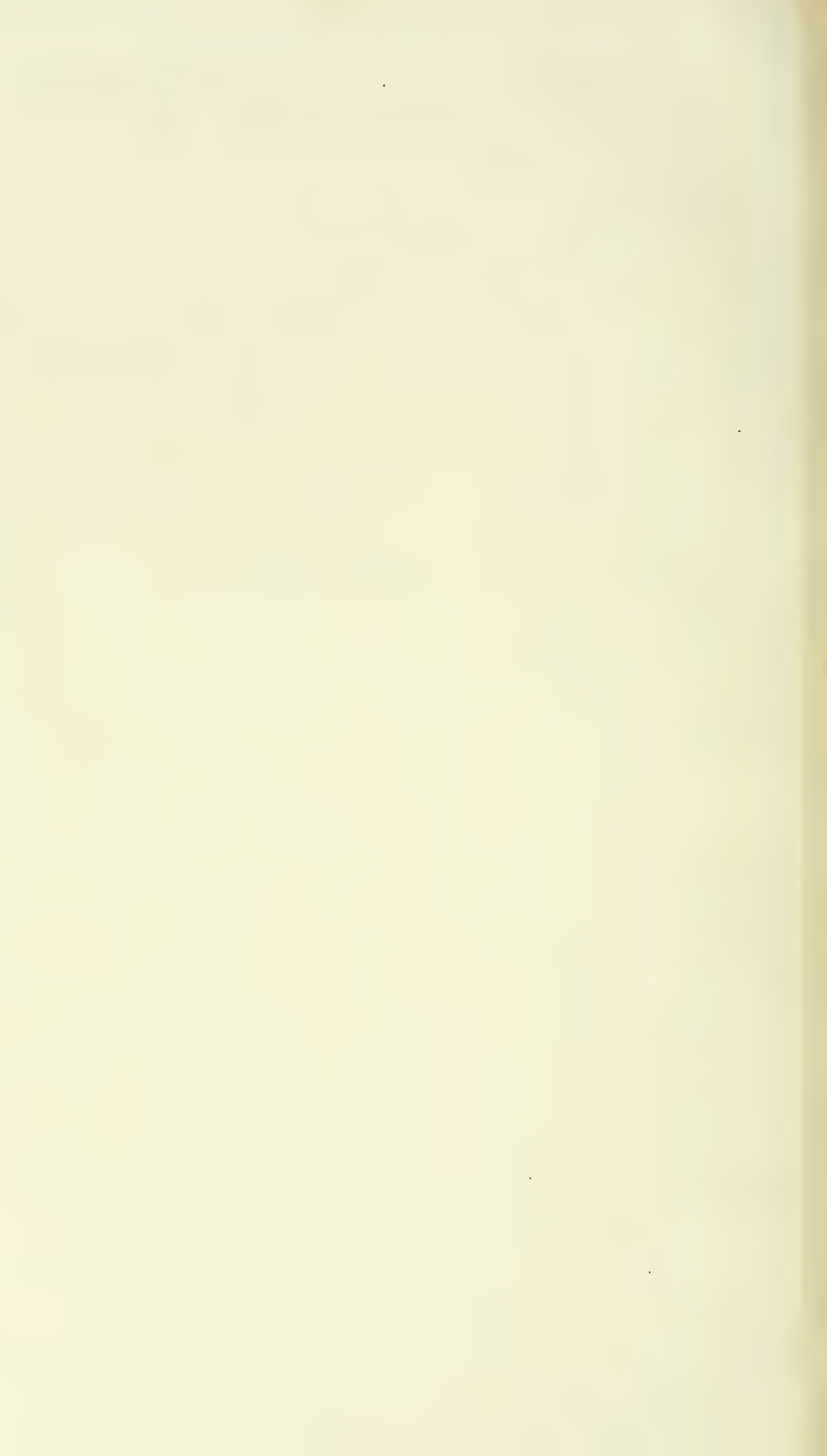






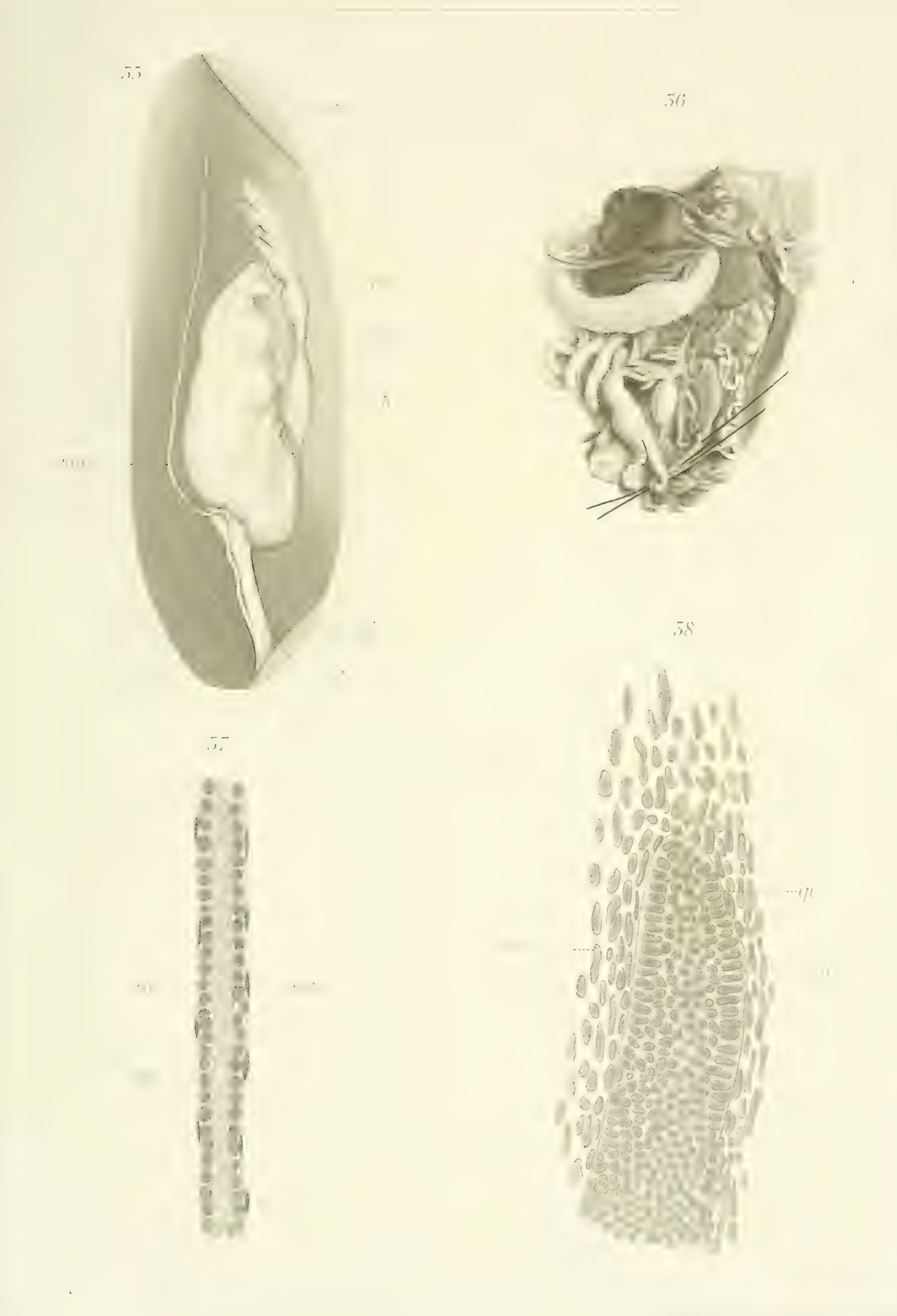

22
23
24
25
ep
bg
mu





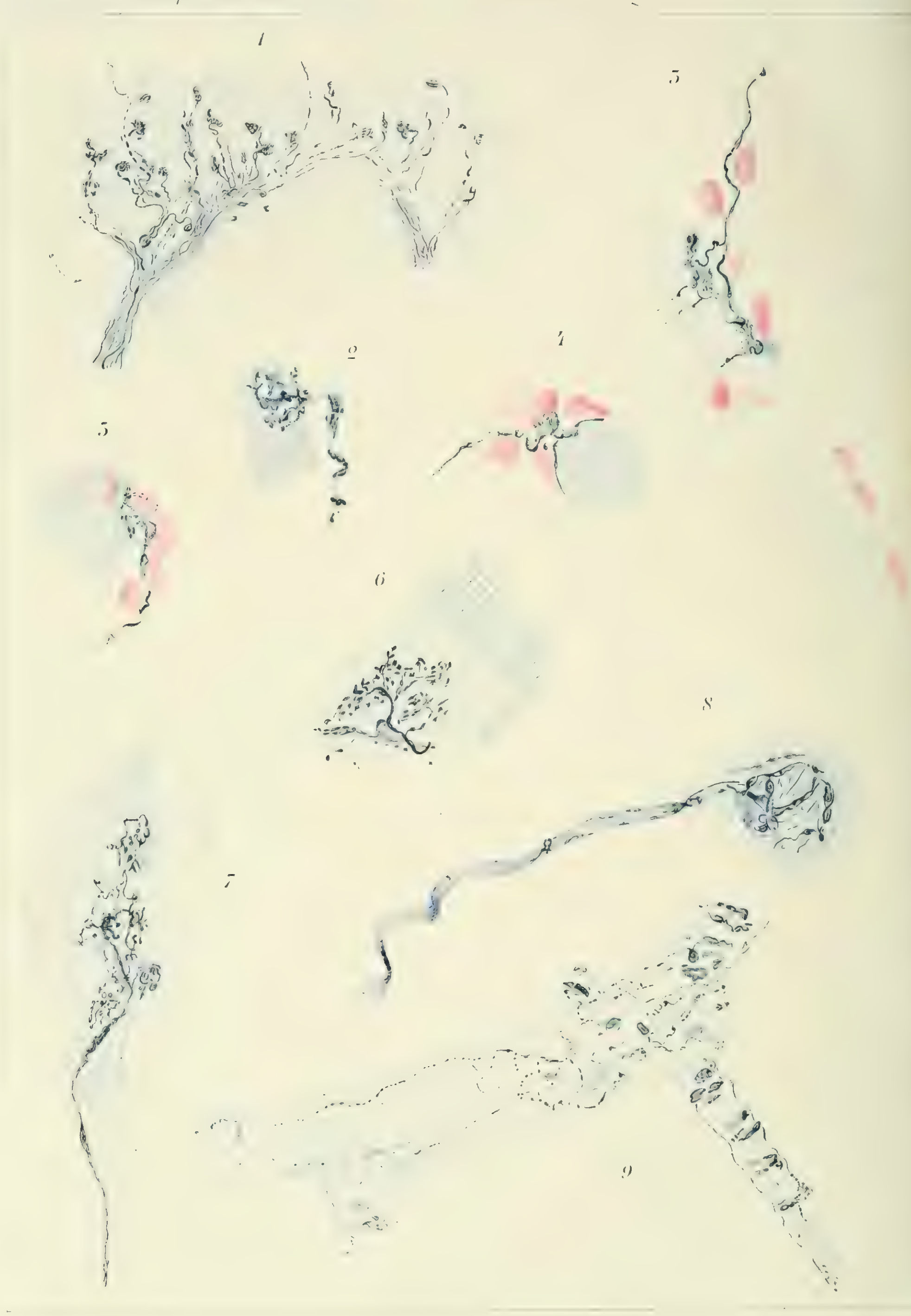



51
53
52
54
nk


55
56
57
58






1
2
3
4
5
6
7
8
9


10
14
12
11
13
15
16



1

2

3

4




1
3
4
2
lma
vag









